

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ADRIELE KARLOKOSKI CUNHA DE OLIVEIRA

ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE GIRINOS SUJEITAS AO
HIDROPERÍODO: UMA ABORDAGEM EM DIFERENTES ESCALAS

CURITIBA
2015

ADRIELE KARLOKOSKI CUNHA DE OLIVEIRA

ESTRUTURAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE GIRINOS SUJEITAS AO
HIDROPERÍODO: UMA ABORDAGEM EM DIFERENTES ESCALAS

Tese apresentada como requisito parcial à
obtenção do grau de Doutor em Zoologia, no
Curso de Pós-Graduação em Zoologia, setor
de Ciências Biológicas, Universidade Federal
do Paraná.

Orientador: Dr. Carlos Eduardo Conte
Coorientadora: Dra. Denise C. Rossa-Feres

CURITIBA
2015



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

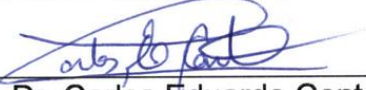


TERMO DE APROVAÇÃO

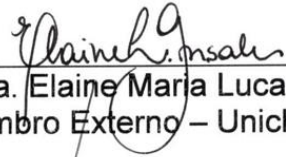
Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira

“Estruturação de assembleias de girinos sujeitas ao hidroperíodo: Uma abordagem em diferentes escalas”


Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Comissão Examinadora:


Prof. Dr. Carlos Eduardo Conte
Orientador


Prof. Dr. Luís Felipe Toledo
Membro Externo – Unicamp


Prof. Dra. Elaine Maria Lucas Gonsales
Membro Externo – Unichapeco


Prof. Dr. Márcio Roberto Pie
Membro Interno - UFPR


Prof. Dr. Vinícius Abilhôa
Membro Interno - Museu de História Natural

Curitiba, 23 de fevereiro de 2015.

Programa de Pós-Graduação em Zoologia/UFPR
Setor de Ciências Biológicas
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná
Telefone/FAX +55 (0**41) 3361-1641

Ao meu amado Igor, por tudo, sempre.

AGRADECIMENTOS

O término dessa tese não é apenas o fim de um trabalho de quatro anos, é também a conclusão de uma etapa da minha vida que teve início quando comecei a trabalhar com pesquisa e que foi vivida de maneira intensa com muita dedicação e muito esforço. Todas as etapas até aqui só foram possíveis graças à participação de pessoas muito especiais em cada momento e que tenho eterna gratidão.

Primeiramente, quero agradecer a quem dedico todos os bons frutos da minha vida: meu amado esposo Igor. Como encontrar palavras para descrever toda a gratidão que sinto por essa pessoa tão especial. Sempre está presente na minha vida e nas minhas decisões, me apoiando e me incentivando. Apesar dos momentos difíceis, sempre me fez prosseguir e nunca desistir. Agradeço a ajuda incondicional durante todo o meu trajeto no meio científico, nos trabalhos de campo, em laboratório, com análises e leituras críticas, com a sua opinião e principalmente com seu apoio. Obrigada por ser meu eterno parceiro!

Agradeço ao Dr. Carlos Eduardo Conte a confiança que depositou em mim durante esse tempo, o auxílio durante a identificação do material, a participação no desenvolvimento do trabalho e a compreensão. Também agradeço à Dra. Denise de Cerqueira Rossa-Feres a parceria, confiança e apoio.

Sou muito grata ao professor Mark McPeck por ter aceitado supervisionar meu estágio sanduíche. Agradeço a receptividade, a compreensão, a ajuda na elaboração do trabalho e a amizade. Também sou grata à Dartmouth College e à todos com quem tive contato durante o período que vivi nos Estados Unidos, em especial à Eleanor Coffey, pela companhia, receptividade e amizade.

Agradeço ao amigo e orientado William T. Suzuki toda a dedicação e esforço que demonstrou durante o trabalho e principalmente a ajuda e companhia em campo. Obrigada pela empolgação, mesmo depois da tempestade de raios durante a coleta em pleno campo aberto! Você foi essencial!

Sou grata a todos que me acompanharam em campo e em laboratório: Ana Silveira, Caio Mello, Johnathan Pinto, Patrícia Ferreira, Renata Matos e Darlene Gonçalves. Também agradeço aos colegas de laboratório e de curso a convivência e as parcerias estabelecidas com Mônica Bastos e Mariluce Fonseca.

Agradeço à Salete Freitas, aos funcionários das Indústrias Pizzatto e a todos os proprietários das áreas que permitiram nosso acesso durante os trabalhos de

campo. Sou grata principalmente ao Sr. Xavier, pela hospitalidade, pelo chimarrão e pelas conversas animadas depois de duros dias de campo.

Agradeço ao CNPq e à CAPES as bolsas de estudo. Também agradeço todo o auxílio da Pós-Graduação em Zoologia, dos professores, coordenadores do curso e da secretaria.

Sou muito grata aos amigos que tornaram essa fase mais “leve”. Obrigada por compreenderem a minha ausência, por toda ajuda, por ouvirem as minhas lamentações, por comemorarem as minhas conquistas, pelos momentos inesquecíveis e por serem maravilhosos! Agradeço principalmente à Tharine Caetano, Ana Júlia Donatti, Pietro Fogiatto, Rodrigo Stuart, Andressa Katiski, Eduardo Zé dos Santos, Pamela Cararo, Fernanda Gomes, Tahise Marques e Vivian Bergmann.

Agradeço à minha família todo apoio mesmo sem entender o que realmente eu faço até hoje. Agradeço aos meus pais a paciência ao cuidar da Tofy durante tantas viagens. Agradeço a companhia por Skype enquanto eu estava fora e por escutarem minhas aventuras.

Devo ter esquecido de citar algumas pessoas nesse agradecimento e peço desculpas por essa falha. Mesmo sem o nome aqui, sintam-se agradecidas.

Such is the way of the world
You can never know
Just where to put all your faith
And how will it grow

Gonna rise up
Burning black holes in dark memories
Gonna rise up
Turning mistakes into gold

Such is the passage of time
Too fast to fold
And suddenly swallowed by signs
Low and behold

Gonna rise up
Find my direction magnetically
Gonna rise up
Throw down my ace in the hole

Eddie Vedder

RESUMO

Girinos atuam como importantes componentes dos ecossistemas aquáticos e a estruturação das assembleias tem sido atribuída a diversos fatores bióticos e abióticos, com destaque especial ao regime de hidroperíodo, predação e dieta. Estudos demonstram que a instabilidade do ambiente aquático, a presença de predadores e a complexidade do hábitat são fatores de grande influência primeiramente na escolha dos sítios de oviposição pelos parentais e posteriormente na segregação dos girinos entre microambientes. Visto que a predação é um mecanismo de grande importância na estruturação de assembleias, influenciando a distribuição e o desenvolvimento de suas presas, o primeiro passo para entender como essas dinâmicas ocorrem é reconhecer e analisar as interações entre ambos. Uma maneira mais detalhada de se avaliar a interação entre as assembleias é através da análise das teias alimentares. A fim de investigar os mecanismos estruturadores em poças, nós avaliamos no presente estudo as relações das assembleias de girinos em ambientes sujeitos a diferentes hidroperíodos, verificamos as relações entre presas (i.e. girinos) e predadores aquáticos (i.e. insetos e peixes) e descrevemos a dieta de girinos e as teias alimentares de poças com hidroperíodos distintos, com o objetivo de responder as seguintes questões: i) se o hidroperíodo afeta a ocupação por girinos nos ambientes aquáticos; ii) se a estruturação das assembleias de presas e predadores possui variação relacionada ao hidroperíodo; iii) se a distribuição das presas é influenciada pela presença de predadores aquáticos; iv) se a dieta e as teias alimentares são influenciadas pelo hidroperíodo. Nos quatro capítulos desenvolvidos verificamos a influência do hidroperíodo sobre as assembleias de várias formas. No primeiro capítulo, o hidroperíodo gerou padrões aninhados das assembleias que foram variáveis de acordo com a resolução taxonômica analisada. No segundo capítulo, analisando assembleias de girinos de poças desprovidas de cobertura de dossel, isolamos os componentes relacionados à estrutura do hábitat e à disposição espacial das poças. A composição e a abundância das espécies dos ambientes estudados foram influenciadas principalmente pela variação do hidroperíodo e pela heterogeneidade do interior das poças. No terceiro capítulo, tanto a estruturação das assembleias de presas e de predadores, assim como os padrões de aninhamento, foram influenciados diretamente pelo hidroperíodo e consequentemente por fatores ambientais associados à heterogeneidade ambiental. No último capítulo, detectamos maior variedade dos itens alimentares dos girinos e maior número de interações nas teias alimentares na poça permanente. Nosso estudo ressalta a importância das poças como locais de reprodução, alimentação e estabelecimento de diversos grupos e o estudo das assembleias que ocupam esses ambientes pode auxiliar no entendimento de diversas relações ecológicas.

Palavras-chave: hidrologia, ambientes lênticos, insetos aquáticos, heterogeneidade ambiental, poças, dieta, ecologia trófica.

ABSTRACT

Tadpoles assemblages are important components of aquatic ecosystems and their structuring have been attributed to biotic and abiotic factors, with special emphasis on hydroperiod variation and predation pressure. Studies have shown that the instability of the aquatic environment and the presence of predators are the most important factors in the first choice of oviposition sites by parents, and later in segregation of tadpoles among microenvironments, as well as developing strategies to mitigate the effect of environmental desiccation. Predation is a mechanism of great importance in structuring assemblages, influencing the distribution and the development of their prey. The first step to understand how these dynamics occur is recognize and food chains analysis can evaluate these relationships. In order to investigate mechanisms that structure assemblages of ponds, we evaluated in this study the relationships of tadpoles on environments with different hydroperiods, we verified the relationship between prey (i.e. tadpoles) and aquatic predators (i.e. insects and fish) and describe the diet tadpoles and food webs of ponds with different hydroperiods, to answer the following questions: i) if the hydroperiod affects the occupation for tadpoles in aquatic environments; ii) if the structuring of prey and predators assemblages show variation related to hydroperiod; iii) if the distribution of prey is influenced by the presence of aquatic predators; iv) if the diet and food webs are influenced by hydroperiod. In the first chapter, assemblages were nested according hydroperiod, and our results show variations regarding taxonomic resolution. In the second chapter, we analyzed components related to habitat structure and spatial distribution of ponds. The composition and abundance of species of were mainly influenced by the variation of hydroperiod and environmental heterogeneity. In the third chapter, both the structure of prey and predators assemblages, as well as the nestedness patterns were influenced directly by hydroperiod, and consequently by factors associated with environmental heterogeneity. In the last chapter, we observed greater variety of food items of tadpoles and more interactions in food webs on permanent pond. Our study emphasizes the importance of ponds as breeding sites, food resources and establishment of various groups and so, the study of assemblies that occupy these habitats may help in understanding ecological relationships.

Keywords: hydrology, lentic habitat, aquatic insects, environmental heterogeneity, ponds, diet, trophic ecology.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
REFERÊNCIAS.....	15

CAPÍTULO 1

Hidroperíodo e os padrões de ocupação de poças por girinos na Mata Atlântica

RESUMO.....	19
ABSTRACT	20
INTRODUÇÃO	21
MATERIAL E MÉTODOS.....	23
OBTENÇÃO E ORGANIZAÇÃO DOS DADOS	23
ANÁLISES ESTATÍSTICAS	25
RESULTADOS	27
DISCUSSÃO	28
AGRADECIMENTOS	32
REFERÊNCIAS.....	32
TABELAS	42
LEGENDAS DAS FIGURAS	46
FIGURAS.....	47
ANEXOS.....	49

CAPÍTULO 2

O papel da estruturação de habitat e do componente espacial como determinantes na composição de assembleias de girinos nos Campos Sulinos

RESUMO.....	53
ABSTRACT	54
INTRODUÇÃO	55
MATERIAL E MÉTODOS.....	57
ÁREA DE ESTUDO	57
DESENHO AMOSTRAL.....	57
PREPARAÇÃO E ANÁLISE DE DADOS	59
RESULTADOS	60
RIQUEZA E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES	60
INFLUÊNCIA DO ESPAÇO E ESTRUTURA NA COMPOSIÇÃO DAS ASSEMBLEIAS	61
RELAÇÕES ESPÉCIE-ESPECÍFICAS COM VARIÁVEIS ESTRUTURAIS	61
DISCUSSÃO	62
AGRADECIMENTOS	65
REFERÊNCIAS.....	66
TABELAS	72
LEGENDAS DAS FIGURAS	74
FIGURAS.....	75
ANEXOS.....	79

CAPÍTULO 3

Nestedness in freshwater assemblages and its relationship with wetland hydroperiod

SUMMARY	85
RESUMO	86
INTRODUCTION	87
MATERIAL AND METHODS	89
STUDY AREA	89
SAMPLING SURVEYS	90
DATA ANALYZES	91
RESULTS	93
DISCUSSION	94
ACKNOWLEDGEMENTS	96
REFERENCES	97
TABLES	103
FIGURE LEGENDS	107
FIGURES	108

CAPÍTULO 4

Dieta de girinos e descrição das teias alimentares de poças com variação no hidroperíodo nos Campos Sulinos, sul do Brasil

RESUMO	111
ABSTRACT	112
INTRODUÇÃO	113
MATERIAL E MÉTODOS	115
ÁREA DE ESTUDO E POÇAS AMOSTRADAS	115
COLETA E ANÁLISE DE DADOS	116
RESULTADOS	117
RIQUEZA DE GIRINOS E PREDADORES	117
DIETA DE GIRINOS	118
TEIAS ALIMENTARES	118
DISCUSSÃO	119
AGRADECIMENTOS	123
REFERÊNCIAS	124
TABELAS	132
LEGENDAS DAS FIGURAS	135
FIGURAS	136
CONCLUSÕES	142

INTRODUÇÃO GERAL

A compreensão dos processos que determinam os padrões de distribuição das espécies e que estruturam as comunidades entre habitats é uma meta fundamental para a ecologia (WERNER *et al.*, 2007). Gradientes ambientais podem afetar essas interações de diversas maneiras (WELLBORN *et al.*, 1996) e o estudo da distribuição e da variação da abundância das espécies ao longo desses gradientes pode ajudar no entendimento do papel do determinismo local na regulação da diversidade (RICKLEFS, 2004).

Um dos tipos de gradientes mais bem definidos no habitat lântico é o hidroperíodo dos corpos d'água, uma condição física do ambiente que influencia direta e indiretamente fatores abióticos e interações bióticas (WILBUR, 1987; WELLBORN *et al.*, 1996; VAN BUSKIRK, 2003). As mudanças geradas pelos gradientes de hidroperíodo podem ser facilmente analisadas em poças, consideradas bons modelos para estudos de ecologia, biologia evolutiva e conservação (DE MEESTER *et al.*, 2005; CÉRÉGHINO *et al.*, 2008). Poças podem ser definidas como corpos d'água, de origem natural ou artificial, não muito profundos e de pequeno porte que podem ficar permanentemente cheios de água ou passar por períodos de estiagem regulares (DE MEESTER *et al.*, 2005). Esses ecossistemas são muito ricos em diversidade e apresentam amplitudes bióticas maiores que rios e lagos (WILLIAMS *et al.*, 2003). Além disso, podem seguir padrões contrários aos propostos pelos modelos clássicos de espécie-área, sendo que a alta diversidade pode ser mais relacionada à complexidade ambiental do que a área propriamente dita (SCHEFFER *et al.*, 2006). Sendo assim, estudos das comunidades desses ambientes podem responder várias questões ecológicas ainda não esclarecidas, tais como a relação entre tamanho e duração dos corpos d'água, a diversidade de presas e predadores e o papel das pequenas poças como refúgios (CÉRÉGHINO *et al.*, 2008).

Girinos são importantes constituintes de poças naturais, pois atuam em várias dimensões dentro do ecossistema, principalmente como consumidores, presas e estruturadores (MCDIARMID & ALTIG, 1999). Padrões de ocorrência e de partilha de recursos em taxocenoses de girinos podem ser gerados e influenciados

por uma série de fatores, tais como: competição (MORIN, 1983; UKUWELA & RANAWANA, 2011); predação (HEYER *et al.*, 1975; HERO *et al.*, 2001; GUNZBURGER & TRAVIS, 2004); heterogeneidade ambiental (ROSSA-FERES & JIM, 1996; KOPP *et al.*, 2006); permanência do hábitat (HEYER *ET AL.*, 1975; PELTZER & LAJMANOVICH, 2004); temperatura (GOVINDARAJULU & ANHOLT, 2006) e história evolutiva (ETEROVICK & FERNANDES, 2001).

A partilha temporal dos recursos é um fator importante para os anfíbios de maneira geral (DUELLMAN & TRUEB, 1994), porém a dinâmica das assembleias de girinos ao longo de gradientes ainda é pouco compreendida (WELLBORN *et al.*, 1996; WERNER *et al.*, 2007; BOTH *et al.*, 2009), sobretudo as interações entre girinos e invertebrados, conhecimento fundamental para o entendimento da estruturação dos ecossistemas (ALTIG *et al.*, 2007).

Através do gradiente de hidroperíodo, outros fatores podem atuar na estruturação das comunidades de poças, como a variação de predadores e presas (WELLBORN *et al.*, 1996). Poças efêmeras, que permanecem cheias de água durante curto período, geralmente não possuem grandes predadores (GUNZBURGER & TRAVIS, 2004). Por outro lado poças permanentes podem suportar a presença de predadores maiores, como peixes que exercem muita pressão sobre os girinos (HEYER *et al.*, 1975; MCPEEK, 1990). Uma situação intermediária ocorre nos habitats temporários, que secam regularmente, pois mesmo que geralmente não apresentem peixes, possuem invertebrados como predadores de girinos (WELLBORN *et al.*, 1996; BABER *et al.*, 2004).

A predação é um agente de mortalidade dependente da densidade que pode regular as dinâmicas das populações de presas, além de afetar o comportamento e a morfologia desses organismos (WILBUR, 1987). A atuação dos predadores aquáticos pode ser o fator abiótico preponderante na estruturação da composição temporal e espacial das taxocenoses de girinos (HEYER *et al.*, 1975). Em poças permanentes, por exemplo, mesmo sem sofrer com o estresse hídrico, os girinos são expostos a uma grande variedade de predadores (ALFORD, 1999). Além da pressão exercida diretamente sobre os girinos nos ambientes aquáticos, a presença de predadores também pode afetar a oviposição dos adultos nesses sistemas, que evitariam ambientes com determinadas espécies (RESETARITS & WILBUR, 1989; MCPEEK, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991).

Fatores históricos relacionados à seleção evolutiva das espécies também pode explicar a distribuição entre os habitats durante a fase do desenvolvimento larval (ZIMMERMAN & SIMBERLOFF, 1996; FATORELLI & ROCHA, 2008). As características físicas dos sítios reprodutivos e a fenologia dos parentais determinam a ecologia dos girinos, pois através dessa seleção são definidas condições essenciais para o desenvolvimento dos organismos (ALFORD, 1999). Dessa maneira, os tipos de modos reprodutivos são fatores intrínsecos que estabelecem quais são as espécies capazes de ocupar determinados ecossistemas aquáticos (FATORELLI & ROCHA, 2008). Sendo assim, padrões de distribuição dos organismos entre os habitats podem ser resultantes das características históricas combinadas com as limitações ecológicas (ZIMMERMAN & SIMBERLOFF, 1996). Espécies de anuros com a capacidade de desovar durante o início do ciclo hidrológico das poças temporárias possuem vantagens pelo alto nível de nutrientes minerais e detritos disponíveis nesses ambientes, e pelo número relativamente baixo de competidores e predadores (ALFORD, 1999). No entanto, existem desvantagens associadas ao risco de dessecação pela instabilidade do ambiente, diferentemente do que ocorre em poças permanentes (FATORELLI & ROCHA, 2008).

A respeito das interações entre organismos, a intrínseca relação entre predador-presa com as dinâmicas de flutuação e disponibilidade de recursos ao longo do gradiente de hidroperíodo exercem grande influência na estruturação das assembleias de maneira geral. Teias alimentares podem ser definidas como uma rede de conexões entre os consumidores e recursos entre um grupo de organismos (WOODWARD & HILDREW, 2002) e tais interações podem geralmente ser representadas como ligações entre as espécies de uma rede (PIMM *et al.*, 1991). As dinâmicas das cadeias alimentares são particularmente complexas em ecossistemas aquáticos de grande porte e permanentes (e.g. BELGRANO *et al.*, 2005), e sua complexidade em ambientes pequenos e temporários tem sido muitas vezes subestimada (e.g. WILBUR, 1997). Estudos dirigidos às teias alimentares são essenciais para a ecologia, uma vez que eles podem fornecer informações adicionais sobre estrutura das comunidades, competição, dinâmica de nutrientes e efeitos em cascata (WINEMILLER & POLIS, 1996; DUNNE *et al.*, 2002), aumentando o entendimento sobre os mecanismos que estruturam as comunidades. No entanto, um dos principais problemas relacionados às teias alimentares é que os estudos empíricos têm se desenvolvido mais lentamente do que estudos teóricos. Assim, são

necessários mais esforços em estudos descritivos e experimentais referentes às teias alimentares, bem como novas abordagens para preencher essas lacunas (WINEMILLER & LAYMAN, 2005).

As larvas de anfíbios anuros são frequentemente reconhecidas como elementos-chave na cadeia alimentar de ambientes aquáticos, pois podem atingir altas densidades e biomassa, apresentar altas taxas de consumo *per capita*, além de servir como presas para uma série de outros grupos de animais (SCHIESARI *et al.*, 2009).

Nesse contexto, podemos inferir que o ciclo hidrológico e as flutuações de recursos do hábitat, associados às limitações ecológicas e filogenéticas das espécies, determinam a distribuição e a estruturação das assembleias de girinos em ecossistemas aquáticos. Desta forma, estudos que agregam esses fatores são fundamentais para a compreensão da estruturação desses ambientes.

Dessa maneira, a fim de investigar os mecanismos estruturadores em poças, no presente estudo nós avaliamos as relações das assembleias de girinos em ambientes sujeitos a diferentes hidroperíodos, analisamos as relações entre presas (i.e. girinos) e predadores aquáticos (i.e. insetos e peixes) e descrevemos a dieta de girinos e as teias alimentares de poças com hidroperíodos distintos, com o objetivo de responder as seguintes questões: i) se o hidroperíodo afeta a ocupação por girinos nos ambientes aquáticos; ii) se a estruturação das assembleias de presas e predadores possui variação relacionada ao hidroperíodo; iii) se a distribuição das presas é influenciada pela presença de predadores aquáticos; iv) se a dieta e as teias alimentares são influenciadas pelo hidroperíodo.

Sendo assim, o presente estudo foi dividido em quatro capítulos. Para responder a primeira pergunta, primeiramente nós desenvolvemos um estudo em macroescala analisando trabalhos realizados na Mata Atlântica, que compõe o primeiro capítulo, o qual é intitulado: “Hidroperíodo e os padrões de ocupação de poças por girinos na Mata Atlântica”. Ainda, para avaliar a influência dos componentes relacionados à estrutura ambiental (i.e. hidroperíodo, heterogeneidade, parâmetros físicos e químicos) nas assembleias de girinos, nós desenvolvemos um estudo em menor escala, que representa o segundo capítulo: “O papel da estruturação de habitat e do componente espacial como determinantes na composição de assembleias de girinos nos Campos Sulinos”. Para verificar as perguntas ii e iii, desenvolvemos o terceiro capítulo avaliando as assembleias de

presas e predadores: “Nestedness in freshwater assemblages and its relationship with wetland hydroperiod”. Por fim, o quarto capítulo verificou a composição da dieta de girinos, bem como descreveu as teias alimentares de uma poça permanente e de uma poça temporária: “Dieta de girinos e descrição das teias alimentares de poças com variação no hidroperíodo nos Campos Sulinos, sul do Brasil”.

REFERÊNCIAS

- ALFORD, R. A. Ecology. Resource use, competition and predation. In: R. McDiarmid, R.W. & Altig (Ed.); **Tadpoles: the biology of anuran larvae**. p.240–278, 1999. Chicago: The University of Chicago Press.
- ALTIG, R.; WHILES, M. R.; TAYLOR, C. L. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. **Freshwater Biology**, v. 52, p. 386–395, 2007.
- BABER, M. J.; FLEISHMAN, E.; BABBITT, K. J.; TARR, T. L. The relationship between wetland hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory macroinvertebrates. **Oikos**, v. 107, p. 16–27, 2004.
- BELGRANO, A.; SCHARLER, U. M.; DUNNE, J.; ULANOWICZ, R.E. **Aquatic food webs: an ecosystem approach**. Oxford: Oxford University Press, 2005
- BOTH, C.; SOLÉ, M.; SANTOS, T. G.; CECHIN, S. Z. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 624, n. 1, p. 125–138, 2009.
- CÉRÉGHINO, R.; BIGGS, J.; OERTLI, B.; DECLERCK, S. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. **Hydrobiologia**, v. 597, n. 1, p. 1–6, 2008.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. New York: McGraw- Hill Book Company, 1994.
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, vol. 5, p. 558-567, 2002.
- ETEROVICK, P. C.; FERNANDES, G. W. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 683–693, 2001.
- FATORELLI, P.; ROCHA, C. F. D. O que molda a distribuição das guildas de girinos tropicais? Quarenta anos de busca por padrões. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, n. 04, p. 733–742, 2008.
- GOVINDARAJULU, P. P.; ANHOLT, B. R. Interaction between biotic and abiotic factors determines tadpole survival rate under natural conditions. **Ecoscience**, v. 13, n. 3, p. 413–421, 2006.

- GUNZBURGER, M. S.; TRAVIS, J. Evaluating predation pressure on green treefrog larvae across a habitat gradient. **Oecologia**, v. 140, p. 422–429, 2004.
- HERO, J.-M.; MAGNUSSON, W. E.; ROCHA, C. F. D.; CATTERALI, CARLA P. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. **Biotropica**, v. 33, p. 131–141, 2001.
- HEYER, W. R.; MCDIARMID, R. W.; WEIGMANN, D. L. Tadpoles , predation and pond habitats in the Tropics. **Biotropica**, v. 7, n. 2, p. 100–111, 1975.
- KOPP, K.; WACHLEVSKI, M.; ETEROVICK, P. C. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. **Canadian Journal of Zoology**, v. 84, p. 136–140, 2006.
- MAGNUSSON, W. E.; HERO, J.-M. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. **Oecologia**, v. 86, p. 310–318, 1991.
- MCDIARMID, R. W.; ALTIG, R. **Tadpoles**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1999.
- MCPEEK, M. A. Determination of species composition in the Enallagma damselfly assemblages of permanent lakes. **Ecology**, v. 71, n. 1, p. 83–98, 1990.
- DE MEESTER, L.; DECLERCK, S.; STOKS, R.; et al. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 15, p. 715–725, 2005.
- MORIN, P. J. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 2, p. 119–138, 1983.
- PELTZER, P. M.; LAJMANOVICH, R. C. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1833–1842, 2004.
- PIMM, S. L.; LAWTON, J. H.; COHEN, J. E. Food web patterns and their consequences. **Nature**, vol. 350, p. 669–674, 1991.
- RESETARITS, W. J.; WILBUR, H. M. Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis* : role of predators and competitors. **Ecology**, v. 70, n. 1, p. 220–228, 1989.
- RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, p. 1–15, 2004.
- ROSSA-FERES, D. DE C.; JIM, J. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, n. 2, p. 309–316, 1996.

SCHEFFER, M.; VAN GEEST, G. J.; ZIMMER, K.; et al. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. **Oikos**, v. 112, n. 1, p. 227–231, 2006.

SCHIESARI, L.; WERNER, E. E.; KLING, G. W. Carnivory and resource-based niche differentiation in anuran larvae: implications for food web and experimental ecology. **Freshwater Biology**, v. 54, p. 572–586, 2009.

UKUWELA, K. D. B.; RANAWANA, K. B. The presence of Polypedates cruciger tadpoles reduces the growth of Duttaphrynus melanostictus tadpoles under laboratory conditions. **Herpetology Notes**, v. 4, p. 155–158, 2011.

VAN BUSKIRK, J. Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. **Diversity and Distributions**, v. 9, n. 5, p. 399–410, 2003.

WELLBORN, G. A.; SKELLY, D. K.; WERNER, E. E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 337–363, 1996.

WERNER, E. E.; SKELLY, D. K.; RELYEA, R. A.; YUREWICZ, K. L. Amphibian species richness across environmental gradients. **Oikos**, v. 116, p. 1697–1712, 2007.

WILBUR, H. M. Regulation of structure in complex systems : experimental temporary pond communities. **Ecology**, v. 68, n. 5, p. 1437–1452, 1987.

WILBUR, H. M. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. **Ecology**, vol. 78, n. 8, p. 2279–2302, 1997.

WILLIAMS, P.; WHITFIELD, M.; BIGGS, J.; et al. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in southern England. **Biological Conservation**, v. 115, p. 329–341, 2003.

WINEMILLER, K. O.; POLIS, G. A. Food webs: what they can tell us about the world? In Polis, G. A.; Winemiller, K. O. **Food webs: integration of patterns and dynamics**. London: Kluwer Academic Publishers, 1996.

WINEMILLER, K. O.; LAYMAN, C. A. Food web science: moving on the path from abstraction to prediction. In De Ruiter, P. C.; Wolters, V.; Moore, J. C. **Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change**. Boston: Academic Press, 2005.

WOODWARD, G.; HILDREW, A. G. Food web structure in riverine landscapes. **Freshwater Biology**, v. 47, p. 777–798, 2002.

ZIMMERMAN, B. L.; SIMBERLOFF, D. An historical interpretation of habitat use by frogs in a central Amazonian forest. **Journal of Biogeography**, v. 23, p. 27–46, 1996.

CAPÍTULO 1

Hidroperíodo e os padrões de ocupação de poças por girinos na Mata Atlântica

Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira^{1*}, Denise de Cerqueira Rossa-Feres², Carlos Eduardo Conte^{1,3}

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, CP 19020, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

² Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rua Cristóvão Colombo, 2265, Jardim Nazareth, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.

³ Instituto Neotropical: Pesquisa e Conservação, CP 19009, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

* Autor para correspondência: adrikcoliveira@gmail.com

* Texto formatado de acordo com o periódico *Wetlands* (ISSN1943-6246).

Resumo

Cerca de 40% das espécies de anfíbios que ocorrem na Mata Atlântica possuem modos reprodutivos relacionados a corpos d'água lênticos. Assim, os girinos de anuros são importantes componentes nesse tipo de hábitat, que por sua vez está sujeito aos ciclos hidrológicos. O hidroperíodo influencia diretamente as características abióticas locais moldando a composição faunística. Esse fator tem sido apontado como gerador de aninhamento na composição das espécies. Nesse estudo verificamos se há um padrão de ocupação das poças por girinos em relação ao hidroperíodo na Mata Atlântica. As análises foram realizadas a partir de dados com identificação em nível de espécie e gênero. Realizamos uma revisão sistematizada e consulta a publicações de distribuição restrita. Reunimos 17 estudos realizados na Mata Atlântica com girinos em dois conjuntos de poças: permanentes e temporárias. Detectamos aninhamento entre os habitats, tanto quando ordenado pela riqueza quanto pelos hidroperíodos permanente e temporário, reforçando a influência desse gradiente na organização das assembleias. Houve diferença na composição de gêneros entre as poças temporárias e permanentes, evidenciando que esse foi um fator preponderante na organização das assembleias. Em nível de espécie, a composição não foi diferente, o que pode estar relacionado às adaptações específicas que permitem a ocupação dos ambientes independentemente do hidroperíodo. O emprego de análises em diferentes níveis taxonômicos indicou que a escala de análise também é um fator a ser considerado e que precisa de maior atenção, principalmente com relação à falta de descrições de girinos. Nossos resultados reforçam a importância do hidroperíodo que atua como um fator estruturador das poças, gerando diferentes níveis de complexidade para assembleias de anfíbios da Mata Atlântica.

Palavras-chave: macroescala, aninhamento, composição, complexidade ambiental, resolução taxonômica.

Abstract

Forty percent of amphibian species that occur in Atlantic Forest are dependent of lentic water bodies and tadpoles are important components in this habitat type. Lentic freshwater habitat is subject to variation of hydroperiod which influenced directly the local abiotic characteristics shaping the faunal composition. Besides, the hydroperiod have been recognized as a factor that determines the degree of nestedness and species composition. In this study, we verified that there is a pattern of occupation of ponds by tadpoles in relation to hydroperiod in the Atlantic Forest. Analyses were performed using data with different taxonomic resolutions to evaluate the influences of identification in species and genus level. We conducted a systematic review and consultation of publications with restricted distribution. We collected data of 17 studies in the Atlantic Forest with tadpoles in two sets of ponds: permanent and temporary. We detected nestedness on habitat, both when ordered by richness as the permanent and temporary hydroperiod, reinforcing the influence of this gradient in the organization of assemblages. The composition of genus between temporary and permanent ponds was different, showing that this was an important factor on assemblages. Considering the species level, the composition was not different, which may be related to the specific adjustments that allow occupation of habitats regardless of hydroperiod. Analysis in different taxonomic levels showed that the scale of identification is also a factor to be considered and that needs more attention, particularly with respect to the lack of descriptions of tadpoles. Our results reinforce the importance of hydroperiod structuring ponds, producing different levels of complexity for amphibian assemblages of the Atlantic Forest.

Keywords: macroscale, nestedness, species composition, environmental complexity, taxonomic resolution.

Introdução

Na ontogenia dos anuros, a maioria das espécies passa por uma diferenciação na ocupação dos ambientes, com girinos geralmente utilizando habitats aquáticos e adultos o ambiente terrestre (Wells 2007). Os girinos possuem pouco controle sobre o tipo de habitat onde se desenvolvem (Alford 1999; Rieger et al 2004) e a distribuição dos organismos ao longo dos ambientes é um reflexo da escolha do sítio de oviposição pelos parentais, que os selecionam pelas características físicas e bióticas do meio (Gascon 1991; Rieger et al 2004; Fatorelli and Rocha 2008).

Cerca de 40% das espécies de anfíbios que ocorrem na Mata Atlântica possuem modos reprodutivos relacionados a corpos d'água lênticos (e.g. poças, banhados, lagoas) (e.g. Haddad and Prado 2005; Haddad et al 2013) e as formas larvais desse grupo são importantes componentes da dinâmica desses sistemas (McDiarmid and Altig 1999). Ambientes lênticos dulcícolas podem apresentar diferentes hidroperíodos, variando desde sistemas efêmeros, até grandes lagoas permanentes, e isto pode influenciar diretamente a composição faunística desses locais (Prado et al 2005; Babbitt 2005). O hidroperíodo é uma condição física do meio e pode ser definido como o tempo que os ambientes aquáticos permanecem cheios d'água. Neste sentido, é um dos fatores mais importantes na ocupação do habitat, que influencia direta e indiretamente interações bióticas e abióticas (Wilbur 1987; Wellborn et al 1996; Babbitt and Tanner 2000; Van Buskirk 2003). De modo geral, quanto maior o hidroperíodo, maior a estabilidade e complexidade ambiental devido ao menor o risco de dessecação do ambiente (Wellborn et al 1996; Skelly 1997; Werner et al 2007). Esses fatores levam a uma maior diversidade de microambientes, oferta de refúgios e de alimento, o que contribui para o desenvolvimento e a sobrevivência dos girinos (Babbitt 2005; Kopp et al 2006; Silva et al 2011).

A estruturação de assembleias pode ser influenciada por diversos fatores como coocorrência de espécies, interações competitivas ou proporcionalidade entre guildas (e.g. Gotelli and Mccabe 2002; Götzenberger et al 2011). Além disso, características dos ambientes aquáticos, como área, grau de conectividade, fragmentação e perenidade podem afetar a diversidade em escala geográfica e gerar assembleias aninhadas (Harrison et al 1992; Ulrich and Gotelli 2007; Ulrich and Almeida-Neto 2012). Corpos d'água lênticos tendem a apresentar altos graus de aninhamento o que pode estar relacionado à organização desses sistemas em manchas (Hecnar and M'Closkey 1997; McAbendroth et al 2005). Aninhamento ocorre quando a composição de espécies de uma assembleia mais pobre representa um subconjunto das espécies de uma comunidade mais rica (Patterson and Atmar 1986; Atmar and Patterson 1993; Ulrich et al 2009). Em assembleias intensamente aninhadas, espécies raras tendem a ocorrer somente nas assembleias mais diversas, enquanto as espécies mais comuns tendem a ocorrer em todas ou na maioria das assembleias (Soininen and Kõngäs 2012). O grau de aninhamento em assembleias pode ser gerado por diversos mecanismos, tais como tamanho e isolamento da área, qualidade do ambiente e tolerância dos organismos a perturbações (Worthen 1996; Wright et al 1998; Ulrich et al 2009). Estudos desenvolvidos com girinos de ambientes lênticos têm demonstrado alto grau de aninhamento relacionado com o hidroperíodo (e.g. Baber et al 2004; Werner et al 2007; Moreira and Maltchik 2012), tornando esse elemento de interesse para a compreensão da estruturação de assembleias de girinos.

Embora o Brasil abrigue a maior diversidade de anfíbios do mundo (Segalla et al 2014), estudos básicos sobre a fauna de regiões megadiversas ainda são insuficientes para a maioria das espécies, sobretudo para anfíbios anuros e suas formas larvais (Provete et al 2012; Toledo and Batista 2012), dificultando a aplicação de medidas de conservação plenamente eficientes (Toledo and Batista 2012). A Mata Atlântica é uma região megadiversa com

inúmeros endemismos (IUCN 2014), sendo, portanto, de interesse para a conservação da biodiversidade mundial (Myers et al 2000; Ribeiro et al 2011). Entretanto sua distribuição atual corresponde a cerca de 15 % de sua cobertura original, fazendo com que esse bioma figure entre os mais ameaçados do mundo (Ribeiro et al 2011). Estudos sobre a biodiversidade brasileira de anfíbios historicamente são concentrados nas regiões sul e sudeste do país (Toledo and Batista 2012). Similarmente, estudos com girinos no Brasil são recentes e limitados à Mata Atlântica em sua maioria, mas têm crescido expressivamente nos últimos anos (Provete et al 2012). Entretanto, a maioria dessas abordagens é descritiva (e.g. Both et al 2009; Vasconcelos et al 2011), não havendo estudos que tratem de padrões de assembleias de girinos em macroescala.

Dessa forma, desenvolvemos o presente estudo, considerando a importância do hidroperíodo sobre a organização das assembleias de girinos, juntamente com a tendência a uma organização aninhada que ambientes lênticos apresentam. A fim de avaliar esses processos em macroescala, utilizamos dados de estudos descritivos já desenvolvidos com assembleias de girinos na Mata Atlântica. Assim, o principal objetivo desse trabalho foi avaliar a influência do hidroperíodo de ambientes lênticos de água doce, i.e., corpos d'água temporários ou perenes, sobre a estruturação de assembleias de girinos. Como hipóteses temos que: (i) o aninhamento ocorre entre as assembleias em função do hidroperíodo; (ii) a composição de espécies entre corpos d'água lênticos considerados temporários e permanentes apresentam diferenças, (iii) os níveis taxonômicos considerados exercem efeito nos resultados observados.

Material e Métodos

Obtenção e organização dos dados

Realizamos um levantamento bibliográfico e reunimos 88 trabalhos realizados com girinos em ambientes lênticos da Mata Atlântica. Para esse fim, realizamos uma busca por artigos publicados em inglês indexados à base de dados do *Institute for Scientific Information*

(ISI) *Web of Science*, publicados até outubro de 2014 com as seguintes combinações de palavras: topic = (tadpole* OR amphibia* larv*) AND topic = (pond* OR wetland* OR pool* OR lentic* OR freshwater* OR temporar* OR permanent* OR ephemer* OR swamp* OR waterbod*) AND topic = (atlantic forest* OR Brazil). Após leitura, selecionamos quatro artigos com dados adequados para a nossa análise. De maneira complementar, utilizamos publicações de distribuição restrita sem corpo editorial, como dissertações e teses de pós-graduação, bem como dados não publicados, o que adicionou 12 estudos à nossa busca totalizando assim 16 estudos avaliados..

O conteúdo dos trabalhos resultantes das buscas foi analisado a fim de selecionar apenas os que continham listas das espécies de girinos e informações a respeito do hidroperíodo dos habitats. Vários estudos não trazem informações a respeito do número de poças amostradas de cada hidroperíodo. Dessa maneira, nós utilizamos uma categorização baseada em dois grandes grupos: conjunto de poças permanentes (P), que englobou poças de cada localidade analisada que permaneceram cheias de água durante todo o período de amostragem; e conjunto de poças temporárias (T), que reuniu as poças de cada localidade que permaneceram completamente secas em pelo menos algum momento durante as amostragens. Essa divisão foi feita levando em consideração a duração dos estudos, ou seja, as poças do conjunto P foram amostradas por no mínimo um ano ou continham características e informações que sugeriram perenidade.

Os dados foram ordenados de duas maneiras, a fim de verificar a possível influência do nível taxonômico na detecção e entendimento de padrões ecológicos. Primeiramente, montamos uma base de dados considerando a identificação em nível de espécies fornecidas pelos autores, excluindo dados com identificação em nível de gêneros. Em seguida, construímos outra base de dados, considerando a ocorrência somente dos gêneros. Todas as análises descritas a seguir foram realizadas separadamente para cada uma das bases de dados,

considerando somente espécies ou somente gêneros. Todas as listas apresentadas foram revisadas e a nomenclatura foi atualizada de acordo com Frost (2014).

Análises estatísticas

Para detectar a ocorrência de aninhamento nas assembleias de girinos, utilizamos o método NODF (*Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill*) proposto por Almeida-Neto et al. (2008) e Ulrich et al. (2009), implementado no programa Fortran NODF versão 2.0 (Almeida-Neto and Ulrich 2011). Essa análise é sensível à ordenação das linhas e colunas das matrizes, sendo que a ordenação dos locais e das espécies na matriz deve seguir uma ordem decrescente (Almeida-Neto et al 2008). Primeiramente, a fim de verificar a existência de aninhamento independente do hidroperíodo, ordenamos as matrizes de acordo com a riqueza das taxa considerando os dois conjuntos (P e T) ao mesmo tempo. Posteriormente, para analisar o padrão de aninhamento separadamente para cada hidroperíodo, montamos uma matriz considerando a riqueza para cada conjunto (P e T). No método NODF a hipótese nula, i.e., ausência de aninhamento, é testada através de um modelo nulo que confronta observações reais com distribuições probabilísticas geradas ao acaso, fornecendo um intervalo de confiança estatística ($p < 0,05$) (Almeida-Neto and Ulrich 2011). As análises foram realizadas com 1000 aleatorizações geradas através do modelo nulo do tipo FE (linhas fixas, colunas equiprováveis), o qual foi escolhido por ser considerado o mais apropriado para análises de listas de amostragem por oferecer baixa probabilidade de erro do Tipo I (Gotelli 2000; Ulrich et al 2009). Além disso, calculamos o índice de NODF, o qual fornece um indicativo da intensidade de aninhamento com escores que variam entre 0 e 100 (Almeida-Neto et al 2008), i.e., quanto mais alto o valor do escore, maior a intensidade do aninhamento. Por fim, calculamos também os índices NODFc e NODFr (ambos variando de 0 a 100), os quais indicam respectivamente a contribuição das colunas (conjuntos) e das linhas (espécies ou gêneros) da matriz de dados para o aninhamento total (índice NODF).

Para verificar a influência do hidroperíodo na composição dos ambientes analisados, utilizamos uma análise de variância multivariada permutacional (*Permutational Multivariate Anova Based on Distances*), ou PERMANOVA, utilizando-se os fatores “permanente” e “temporária” como estruturadores das assembleias, método de Jaccard e significância baseada em 999 permutações (Anderson 2001; Oksanen et al 2013). A fim visualizar as semelhanças e diferenças nas composições entre as assembleias dos conjuntos P e T, aplicamos uma ordenação de escalonamento multidimensional não métrico (*Non Metric Dimensional Scaling* - nMDS) utilizando a distância de Jaccard (Clarke and Warwick 2001). O método nMDS leva em consideração a ocorrência das taxa durante o ordenamento, e distribui espacialmente os locais considerados, de tal maneira que a ordem das distâncias esteja de acordo com a ordem das associações (Clarke and Warwick 2001). Dessa maneira sistemas similares aparecem com coeficientes de valores próximos, em um plano bidimensional. Por meio desta análise é gerado um índice de confiança, o *stress* (*Standardized Residual Sum of Squares*) que é utilizado como medida da representatividade dos agrupamentos, determinando o grau de proximidade da representação gráfica aos dados reais. Valores de *stress* abaixo de 0,20 indicam uma boa ordenação sem qualquer perspectiva real de interpretação enganosa (Clarke and Warwick 2001). Quando a diferença entre os conjuntos P e T foi significativa, aplicamos a análise de similaridade das percentagens (SIMPER, Clarke and Warwick 2001) a fim de identificar as taxa responsáveis pela dissimilaridade na estruturação dos conjuntos. Esse método é baseado na construção de matrizes similaridade de Bray-Curtis derivadas dos dados de composição e classifica as taxa com altas contribuições para a dissimilaridade (Clarke and Warwick 2001). Os testes supracitados foram realizados no pacote *vegan* (Oksanen et al 2013) do software estatístico R, versão 3.0.3 (R Core Team 2014).

Resultados

Todos os estudos reunidos encontram-se nas regiões sul e sudeste do Brasil (Fig. 1). O conjunto P foi formado por 14 trabalhos e o conjunto T por 16, o que totaliza um universo amostral de 30 poças (Tabela 1).

Levando em consideração a identificação ao nível de espécies, as poças apresentaram riqueza total de 94 espécies de girinos (Tabela 2). Setenta e sete espécies ocorreram em poças permanentes e 75 ocorreram em poças temporárias. Cinquenta e seis espécies ocorreram tanto em poças permanentes quanto temporárias, 21 espécies foram exclusivas do hidroperíodo permanentes e 19 de temporários. As espécies *Physalaemus cuvieri*, *Dendropsophus minutus* e *Hypsiboas faber* estiveram presentes em 73%, 70% e 56% das poças respectivamente (Anexo 1). Por outro lado, 80% das espécies foram registradas somente em uma poça, sendo restritas a uma localidade e um hidroperíodo (Anexo 1).

Houve aninhamento geral ao considerar todas as poças (22,05, $p = 0,001$) e para os hidroperíodos permanente (22,57, $p = 0,001$) e temporário (22,68, $p = 0,025$) (Tabela 3). Considerando a variação do índice NODF, os valores de aninhamento observados podem ser considerados baixos, embora tenham superado os valores esperados calculados através do modelo nulo FE (Tabela 3). A contribuição relativa para o aninhamento dos locais apresentou valores maiores do que a contribuição de cada espécie (Tabela 3). Não houve diferença na composição de espécies entre os ambientes permanentes e temporários ($p = 0,893$, Tabela 4, Fig. 2).

Com relação às análises efetuadas com a base de dados ordenadas por gêneros, a riqueza total foi de 19 gêneros de girinos (Tabela 2). Quinze gêneros ocorreram tanto em poças permanentes, quanto em temporárias, somente *Bokermannohyla* sp. foi exclusivo de poças permanentes e três gêneros (*Chiasmocleis* sp., *Dermatonotus* sp. e *Pseudopaludicola* sp.) foram exclusivos de poças temporárias (Tabela 2). Seis gêneros tiveram ocorrência em

mais de 50% das poças analisadas, enquanto que somente *Pseudopaludicola* sp. foi restrito a uma localidade e hidroperíodo (Anexo 2).

Foi detectado aninhamento analisando todas as poças (73,83, $p = 0,001$) e para as poças permanentes (78,81, $p = 0,001$), mas não para as poças temporárias ($p = 0,072$) (Tabela 3). Os valores de NODF para os gêneros de girinos podem ser considerados altos e todos os valores observados superaram os valores esperados pelo modelo nulo FE, sendo que a contribuição relativa dos locais para o aninhamento foi maior do que a contribuição dos gêneros (Tabela 3).

Houve diferença na composição de gêneros das poças permanentes e temporárias ($p = 0,044$, Tabela 4, Fig. 2). A dissimilaridade média detectada foi de 39,37% (Tabela 5). Quando consideramos a contribuição acumulada, seis gêneros (*Leptodactylus* sp., *Elachistocleis* sp., *Rhinella* sp., *Aplastodiscus* sp., *Hypsiboas* sp. e *Odontophrynus* sp.) foram responsáveis por mais de 50 % da dissimilaridade total (Tabela 5).

Discussão

Quando analisamos os ambientes ordenados pelos valores de riqueza, observamos aninhamento tanto na ordenação dos conjuntos por espécies quanto por gêneros. Já quando organizamos a ocorrência dos táxons baseando-se no hidroperíodo, houve aninhamento para as espécies de poças permanentes e temporárias e para os gêneros de poças permanentes. Dessa maneira, o padrão aninhado das poças permanentes da Mata Atlântica indica que o hidroperíodo é importante para as assembleias de girinos do bioma. Os padrões de aninhamento têm sido frequentemente relacionados às características abióticas do meio, tais como área, grau de conectividade, fragmentação e perenidade (e.g. Hecnar and M'Closkey 1997; Werner et al 2007; Almeida-Neto et al 2008). Assembleias de ambientes lênticos tendem a apresentar distribuições aninhadas (e.g. Hecnar and M'Closkey 1997; McAbendroth

et al 2005), com padrões aninhamento relacionados ao hidroperíodo (e.g. Baber et al 2004; Maltchik and Moreira 2012).

O hidroperíodo é reconhecidamente importante por influenciar diretamente a distribuição de anuros (e.g. Wellborn et al 1996; Skelly 1997; Werner et al 2007; Vasconcelos et al 2011) e também indiretamente, afetando certos fatores ambientais, tais como a temperatura da água, propriedades químicas do ambiente, produtividade e características estruturais das poças (e.g. Wellborn et al 1996; Snodgrass et al 2000; Both et al 2009). A perenidade de corpos d'água lênticos tem sido apontada como o principal fator na variação da estruturação dos ambientes e das assembleias e nesse sentido, as poças permanentes oferecem ambientes mais complexos e estáveis do que poças temporárias (Heyer et al 1975; Wellborn et al 1996; Urban 2004), devido à sucessão ecológica (van der Valk 1981). Por exemplo, girinos de *Hypsiboas faber* e *Sphaenorhynchus* spp. possuem um desenvolvimento relativamente lento e dessa maneira os organismos passam mais tempo nos corpos d'água, necessitando do hábitat mais estável e com menor risco de dessecação (C.E. Conte, com. pes.). O local de oviposição que o adulto escolhe possui extrema importância na sobrevivência e no desenvolvimento da prole (Fatorelli and Rocha 2008) e durante esse período, locais com maior quantidade de recursos parecem favorecer o sucesso do desenvolvimento larval (Schiesari 2006). Esses fatores indicam que deve haver uma preferência na deposição das desovas em locais mais estáveis e mais complexos (Gascon 1991; Rieger et al 2004). Estudos realizados em diversas regiões tem demonstrado que a heterogeneidade dos corpos d'água é um importante regulador da estrutura de assembleias de anfíbios anuros (Parris 2004; Vasconcelos et al 2011), sendo que ambientes complexos permitem a coexistência de um número maior de espécies de anuros que ambientes homogêneos, por disponibilizar maior número de microambientes. No entanto o entendimento dessas relações não é simples ou linear, uma vez que outros fatores abióticos (e.g. temperatura, cobertura vegetal) e bióticos

(competição, predação), podem atuar em diversas dimensões alterando os padrões. Os padrões apresentados nesse estudo podem ser reforçados pela observação dos valores maiores de aninhamento para os locais, o que demonstra que características dos locais realmente influenciam mais o aninhamento dos táxons do que traços de história natural dos organismos (Almeida-Neto et al 2008).

Com relação à composição dos táxons em cada conjunto de poças, nossos resultados mostraram diferença na composição de gêneros entre temporárias e permanentes. Além das diferenças relacionadas à heterogeneidade dos ambientes, há também outras possibilidades para a detecção desse padrão. O hidroperíodo pode também estar relacionado com o tipo de estratégia e modo reprodutivo dos anuros. Poças temporárias, que possuem maior instabilidade devido à possibilidade de dessecação, tendem a ser ocupadas principalmente por anuros com adaptações do modo reprodutivo (Haddad and Prado 2005). Esse é o caso das espécies do gênero *Leptodactylus* sp. que constroem ninhos de espuma a fim de proteger os ovos e girinos contra a dessecação (Haddad and Prado 2005; Haddad et al 2013). Além disso, algumas espécies dos gêneros *Chiasmocleis* sp., *Dermatonotus* sp. e *Pseudopaludicola* sp. que no presente estudo estiveram presentes somente em poças temporárias, demonstram comportamento reprodutivo explosivo, sendo relacionadas a esse tipo de ambientes em outros estudos (e.g. Pereira and Nascimento 2004; Fabrezi et al 2012). Como esses táxons possuem o período de reprodução restrito e curto, é esperado que os parentais depositem as suas desovas nos locais disponíveis, independentemente do hidroperíodo. O início da atividade de reprodução explosiva muitas vezes está relacionado ao aumento de pluviosidade local (Wells, 2007) o que tende a aumentar a disponibilidade de ambientes temporários para a reprodução. Por sua vez, a presença das espécies do gênero *Bokermannohyla* somente em poças permanentes pode indicar a necessidade de ambientes mais estáveis para o desenvolvimento por conta de uma metamorfose tardia (C.E. Conte, com. pes.).

Como não detectamos influência do hidroperíodo na composição das espécies de girinos, as afirmações sobre a importância do hidroperíodo ao atuar como uma barreira durante o desenvolvimento larval podem parecer contraditórias. No entanto, um número significativo de espécies foi restrito tanto a ambientes temporários, quanto a ambientes permanentes, sugerindo que há *trade offs* relacionados à estocasticidade causada pelo hidroperíodo, que podem estar associadas ainda a outros fatores de controle ambiental (Urban 2004). Cada espécie tem características particulares, preferências e tolerâncias, que são importantes fatores na determinação dos padrões de ocorrência essenciais na estruturação das assembleias (Poff 1997). Algumas espécies de girinos mostram certa plasticidade durante o desenvolvimento e podem acelerar ou retardar seu desenvolvimento em função da estabilidade do meio (e.g. Snodgrass et al 2000; Rieger et al 2004; Govindarajulu and Anholt 2006), podendo ocupar assim os ambientes independentemente do hidroperíodo.

A identificação em nível específico pode ser bastante dificultada principalmente pela falta de descrições das formas larvais de várias espécies (Provete et al. 2012), sendo que a identificação em nível de gênero pode ser a forma mais acurada para o desenvolvimento dos estudos em determinados casos. Ao analisar os dados considerando diferentes resoluções taxonômicas, é esperado certa diferença na identificação de padrões (Provete et al 2012) e nossos resultados mostram que a influencia do hidroperíodo pode ocorrer de maneira diferenciada dependendo da resolução taxonômica.

Nesse estudo verificamos que o hidroperíodo é um importante fator estruturador de assembleias de girinos de corpos d'água lênticos na Mata Atlântica brasileira, o que foi evidenciado através do padrão de distribuição aninhado das assembleias. Nossos resultados reforçam a importância tanto das variações hidrológicas que o meio aquático está sujeito, quanto desse fator gerando diferentes níveis de complexidade para comunidades de anfíbios anuros. O emprego de análises em diferentes níveis taxonômicos evidenciou diferenças na

composição de espécies e de gêneros, indicando que a escala de análise também é um fator a ser considerado e que precisa de maior atenção, principalmente com relação à falta de descrições de girinos.

Agradecimentos

AKCO agradece ao CNPq (141681/2011-0) e CAPES (99999.014064/2013-08) pelas bolsas de estudos. DCRF agradece ao CNPq pela bolsa de pesquisa (nº 303522/2013-5) e ao Projeto SISBIOTA (Fapesp: nº 2010/52321-7 e CNPq: nº 563075/2010-4) pelo suporte financeiro. CEC agradece à CAPES (PRODOC nº 18-32/2010).

Referências

- Alford RA (1999) Ecology. Resource use, competition and predation. In: McDiarmid, R.W. & Altig R (ed) Tadpoles: the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago, pp 240–278.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr PR, et al (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems : reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178.
- Anderson M (2001) A new method for non parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46.
- Andrade EVE, Palhas IJL, Moura GJB (2014) Diurnal habitat segregation by tadpoles in two temporary ponds in an Atlantic Rainforest remnant, Northeastern Brazil. *Hydrobiologia* 723:181–194.

Atmar W, Patterson BD (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96:373–382.

Babbitt KJ (2005) The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetl Ecol Manag* 13:269–279.

Babbitt KJ, Tanner GW (2000) Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. *Wetlands* 20:313–322.

Baber MJ, Fleishman E, Babbitt KJ, Tarr TL (2004) The relationship between wetland hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory macroinvertebrates. *Oikos* 107:16–27.

Bennett JR, Sisson DR, Smol JP, et al (2014) Optimizing taxonomic resolution and sampling effort to design cost-effective ecological models for environmental assessment. *J Appl Ecol* 51:1722–1732.

Bertoluci JA (1997) Fenologia e seleção de habitat em girinos da Mata Atlântica em Boracéia, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese, Universidade de São Paulo.

Both C, Solé M, Santos TG, Cechin SZ (2009) The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia* 624:125–138. doi: 10.1007/s10750-008-9685-5.

Clarke KR, Warwick RM (2001) An approach to statistical analysis and interpretation, 2nd ed. *PRIMER-E*, Plymouth.

Conte CE (2010) Diversidade de anfíbios da Floresta com Araucária. Tese, Universidade Estadual Paulista.

Conte CE, Rossa-Feres DC (2006) Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(1):162–175.

Conte CE, Rossa-Feres DC (2007). Riqueza e distribuição espaço-temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(4):1025–1037.

De Meester L, Declerck S, Stoks R, et al (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 15:715–725. doi: 10.1002/aqc.748.

Fabrezi M, Quinzio S, Goldberg J, de Sá RO (2012) The Development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryninae). *J Herpetol* 46:363–380.

Fatorelli PC (2011) Ocorrência e distribuição espacial e temporal das larvas de anuros (Amphibia) em diferentes sistemas aquáticos da Ilha Grande (Rio de Janeiro). Tese, Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Fatorelli P, Rocha CFD (2008) O que molda a distribuição das guildas de girinos tropicais? Quarenta anos de busca por padrões. *Oecologia Bras* 12:733–742. doi: 10.4257/oeco.2008.1204.11.

Frost DR 2014. (2014) Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. In: Am. Museums Nat. Hist. New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Accessed 20 Jul 2014.

Gascon C (1991) Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology* 72:1731–1746.

Gomes FBR. Uso de habitats e ecomorfologia de girinos na Serra da Mantiqueira , SP.
Dissertação, Universidade Estadual Paulista.

Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621. doi: 10.2307/177478.

Gotelli NJ, Mccabe DJ (2002) Species Co-Occurrence : A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83:2091–2096.

Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, et al (2011) Ecological assembly rules in plant communities--approaches, patterns and prospects. *Biol Rev* 87:1–17.

Govindarajulu PP, Anholt BR (2006) Interaction between biotic and abiotic factors determines tadpole survival rate under natural conditions. *Ecoscience* 13:413–421.

Haddad CFB, Prado CPA (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55:207–217.

Haddad CFB, Toledo LF, Prado CPA, et al (2013) Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia. Anolis Books, São Paulo.

Harrison S, Ross SJ, Lawton JH (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J Anim Ecol* 61:151–158.

Hecnar SJ, M'Closkey RT (1997) Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80:371–381.

Heyer WR, Mcdiarmid RW, Weigmann DL (1975) Tadpoles , predation and pond habitats in the Tropics. *Biotropica* 7:100–111.

IUCN (2014) The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>.

Accessed 18 Nov 2014

Jones FC (2008) Taxonomic sufficiency: the influence of taxonomic resolution on freshwater bioassessments using benthic macroinvertebrates. *Environ Rev* 16:45–69. doi: 10.1139/A07-010

King RS, Richardson CJ (2002) Evaluating subsampling approaches and macroinvertebrate taxonomic resolution for wetland bioassessment. *J North Am Benthol Soc* 21:150–171.

Kopp K, Wachlevski M, Eterovick PC (2006) Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Can J Zool* 84:136–140. doi: 10.1139/Z05-186.

Lenat DR, Resh VH (2001) Taxonomy and stream ecology: the benefits of genus- and species-level identifications. *J North Am Benthol Soc* 20:287–298.

Maltchik L, Moreira LFB (2012) Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33:261–271. doi: 10.1163/156853812X641721.

Marshall JC, Steward AL, Harch BD (2006) Taxonomic resolution and quantification of freshwater macroinvertebrate samples from an Australian dryland river: the benefits and costs of using species abundance data. *Hydrobiologia* 572:171–194.

McAbendroth L, Foggo A, Rundle SD, Bilton DT (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *J Anim Ecol* 74:41–49.

McDiarmid RW, Altig R (1999) Tadpoles: the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago.

Melo AS (2005) Effects of taxonomic and numeric resolution on the ability to detect ecological patterns at a local scale using stream macroinvertebrates. *Arch für Hydrobiol* 164:309–323.

Moreira LFB, Maltchik L (2012) Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33:261–271.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2013) Community ecology package. Version 2.0-10. R Core Team.

Parris KM (2004) Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Eco* 27:392–400.

Patterson BD, Atmar W (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol J Linn Soc* 28:65–82.

Pereira EG, Nascimento LB (2004) Descrição da vocalização e do girino de *Pseudopaludicola mineira* Lobo, 19994, com notas sobre a morfologia de adultos (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arq do Mus Nac* 62:233–240.

Pezzuti TL.(2011) Girinos do quadrilátero ferrífero, sudeste do Brasil: ecomorfologia e chave de identificação interativa. 201f. Dissertação, Universidade Federal de Minas Gerais.

Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *16*:391–409.

Prado VH M. (2006) Similaridade ecológica em comunidades de girinos: o papel de componentes históricos (filogenéticos) e contemporâneos (ecológicos). Dissertação, Universidade Estadual Paulista.

Prado CPA, Uetanabaro M, Haddad CFB (2005) Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:211–221. doi: 10.1163/1568538054253375.

Provete DB (2010) Uso de recursos e padrão de co-ocorrência com insetos predadores em comunidades sub-tropicais de girinos. Dissertação, Universidade Estadual Paulista.

Provete DB, Garey MV, Silva FR, Jordani MX (2012) Knowledge gaps and bibliographical revision about descriptions of free-swimming anuran larvae from Brazil. *North West J Zool* 8:283–286.

R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. In: R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria.

Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, et al (2011) The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos FE, Habel JC (eds) *Biodivers. hotspots. Distrib. Prot. Conserv. Prior. areas*. Springer-Verlag, Berlin, pp 405–434.

Rieger JF, Binckley CA, Resetaists Jr WJ (2004) Larval performance and oviposition site Preference Along a Predation Gradient. *Ecology* 85:2094–2099.

Rossa-Feres DC (1997) Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região noroeste do estado de São Paulo: microhabitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional. Tese, Universidade Estadual Paulista.

Rossa-Feres DC, Jim J, Fonseca MG (2004) Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 21(4): 745–754.

Santos TG, Rossa-Feres DC, Casatti L (2007) Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 97(1): 37–49.

Schiesari L (2006) Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshw Biol* 51:412–423. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01497.x.

Segalla M V, Caramaschi U, Cruz CAG, et al (2014) Brazilian amphibians : list of species. *Herpetol Bras* 3:37–48.

Silva FR, Gibbs JP, Rossa-Feres D de C (2011) Breeding habitat and landscape correlates of frog diversity and abundance in a tropical agricultural landscape. *Wetlands* 31:1079–1087. doi: 10.1007/s13157-011-0217-0.

Skelly DK (1997) Tadpole Communities: Pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *Am Sci* 85:36–45.

Snodgrass JW, Bryan Jr AL, Burger J (2000) Development of expectations of larval amphibian assemblage structure in southeastern depression wetlands. *Ecol Appl* 10:1219–1229.

Snodgrass JW, Komoroski MJ, Bryan Jr AL, Burger J (2000) Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conserv Biol* 14:414–419.

Soininen J, Kõngäs P (2012) Analysis of nestedness in freshwater assemblages—patterns across species and trophic levels. *Freshw Sci* 31:1145–1155.

- Toledo LF, Batista RF (2012) Integrative study of brazilian anurans : geographic distribution , size , environment , taxonomy , and conservation. *Biotropica* 44(6):785-792.
- Trigal-Domínguez C, Fernández-Aláez C, García-Criado F (2010) Ecological assessment of highly heterogeneous systems: the importance of taxonomic sufficiency. *Limnologica* 40:208–214.
- Ulrich W, Almeida-Neto M (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography (Cop)* 35:001–007.
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118:3–17.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2007) Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos* 116:2053–2061.
- Urban MC (2004) Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology* 85:2971–2978.
- Van Buskirk J (2003) Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Divers Distrib* 9:399–410. doi: 10.1046/j.1472-4642.2003.00038.x.
- Van der Valk AG (1981) Succession in Wetlands : A Gleasonian Approach. *Ecology* 62:688–696.
- Vasconcelos T da S, Santos TG, Rossa-Feres D de C, Haddad CFB (2011) Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673:93–104. doi: 10.1007/s10750-011-0762-9

Verdonschot PFM (2000) Integrated ecological assessment methods as a basis for sustainable catchment management. *Hydrobiologia* 422/423:389–412.

Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annu Rev Ecol Syst* 27:337–363. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337.

Wells KD (2007) *The Ecology and Behavior of Amphibians*. 1148.

Werner EE, Skelly DK, Relyea RA, Yurewicz KL (2007) Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116:1697–1712. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15935.x.

Wilbur HM (1987) Regulation of structure in complex systems : experimental temporary pond communities. *Ecology* 68:1437–1452.

Worthen WB (1996) Community composition and nested-subset analyses : basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76:417–426.

Wright DH, Patterson BD, Mikkelsen GM, et al (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1–20.

Tabelas

Tabela 1. Lista com os estudos analisados da Mata Atlântica para a obtenção das bases de dados, com informações de: conjuntos (CJ) permanente (P) e temporário (T), sigla da localidade, estado onde o estudo foi desenvolvido, hidroperíodo e referência.

Sigla	Localidades	Estado	Hidroperíodo	Referência
CJP01	MG-P-01	Minas Gerais	Permanente	Kopp e Eterovick 2006
CJP02	MG-P-02	Minas Gerais	Permanente	Pezzuti 2011
CJP03	SP-P-04	São Paulo	Permanente	Santos 2007
CJP04	SP-P-02	São Paulo	Permanente	Prado 2006
CJP05	SP-P-05	São Paulo	Permanente	Vasconcelos et al. 2011
CJP06	SP-P-01	São Paulo	Permanente	Gomes 2009
CJP07	SR-P-01	São Paulo/Rio de Janeiro	Permanente	Provete 2010
CJP08	RJ-P-01	Rio de Janeiro	Permanente	Fatorelli 2011
CJP09	SP-P-06	São Paulo	Permanente	Bertoluci 1997
CJP10	PR-P-01	Paraná	Permanente	Conte e Rossa-Feres 2006
CJP11	PR-P-02	Paraná	Permanente	Conte e Rossa-Feres 2007
CJP12	PS-P-01	Paraná/Santa Catarina	Permanente	Conte 2010
CJP13	PS-P-02	Paraná/Santa Catarina	Permanente	Oliveira et al. <i>in prep</i>
CJP14	RS-P-01	Rio Grande do Sul	Permanente	Both et al 2009
CJT01	RS-T-01	Rio Grande do Sul	Temporário	Both et al 2009
CJT02	MG-T-01	Minas Gerais	Temporário	Kopp e Eterovick 2006
CJT03	MG-T-02	São Paulo	Temporário	Pezzuti 2011
CJT04	SP-T-04	São Paulo	Temporário	Santos 2007
CJT05	SP-T-02	São Paulo	Temporário	Prado 2006
CJT06	SP-T-08	São Paulo	Temporário	Rossa-Feres 1997
CJT07	SP-T-09	São Paulo	Temporário	Rossa-Feres et al. 2004
CJT08	SP-T-05	São Paulo	Temporário	Vasconcelos et al. 2011
CJT09	SP-T-01	São Paulo	Temporário	Gomes 2009
CJT10	SR-T-01	São Paulo/Rio de Janeiro	Temporário	Provete 2010
CJT11	RJ-T-01	Rio de Janeiro	Temporário	Fatorelli 2011
CJT12	SP-T-06	São Paulo	Temporário	Bertoluci 1997
CJT13	PR-T-01	Paraná	Temporário	Conte e Rossa-Feres 2006
CJT14	PR-T-02	Paraná	Temporário	Conte e Rossa-Feres 2007
CJT15	PS-T-01	Paraná/Santa Catarina	Temporário	Conte 2010
CJT16	PS-T-02	Paraná/Santa Catarina	Temporário	Oliveira et al. <i>in prep</i>

Tabela 2. Distribuição dos taxa girinos entre os conjuntos P (permanente) e T (temporário) registrados na Mata Atlântica.

Taxa	Conjunto	
	P	T
Bufonidae		
<i>Rhinella abei</i> (Baldiessa, Caramaschi, and Haddad, 2004)	+	+
<i>Rhinella crucifer</i> (Wied-Neuwied, 1821)	+	
<i>Rhinella henseli</i> (Lutz, 1934)	+	+
<i>Rhinella icterica</i> (Spix, 1824)	+	+
<i>Rhinella rubescens</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Rhinella schneideri</i> (Werner, 1894)	+	+
Hylidae		
<i>Aplastodiscus albosignatus</i> (Lutz and Lutz, 1938)	+	+
<i>Aplastodiscus callipygius</i> (Cruz and Peixoto, 1985)	+	
<i>Aplastodiscus caviola</i> (Cruz and Peixoto, 1985)	+	
<i>Aplastodiscus perviridis</i> Lutz, 1950	+	+
<i>Bokermannohyla ahenea</i> (Napoli and Caramaschi, 2004)	+	
<i>Bokermannohyla circumdata</i> (Cope, 1871)	+	
<i>Dendropsophus decipiens</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Dendropsophus elegans</i> (Wied-Neuwied, 1824)	+	+
<i>Dendropsophus giesleri</i> (Mertens, 1950)		+
<i>Dendropsophus microps</i> (Peters, 1872)	+	+
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	+	+

continuação

Taxa	Conjunto	
	P	T
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	+	+
<i>Dendropsophus rubicundulus</i> (Reinhardt and Lütken, 1862)	+	+
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	+	+
<i>Dendropsophus seniculus</i> (Cope, 1868)		+
<i>Hypsiboas albopunctatus</i> (Spix, 1824)	+	+
<i>Hypsiboas bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	+	+
<i>Hypsiboas crepitans</i> (Wied-Neuwied, 1824)	+	+
<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	+	+
<i>Hypsiboas latistriatus</i> (Caramaschi and Cruz, 2004)	+	
<i>Hypsiboas leptolineatus</i> (Braun and Braun, 1977)	+	+
<i>Hypsiboas pardalis</i> (Spix, 1824)	+	+
<i>Hypsiboas polytaenius</i> (Cope, 1870)	+	+
<i>Hypsiboas prasinus</i> (Burmeister, 1856)	+	+
<i>Hypsiboas pulchellus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	+	+
<i>Hypsiboas semilineatus</i> (Spix, 1824)	+	
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i> Boulenger, 1882	+	+
<i>Phyllomedusa distincta</i> Lutz, 1950	+	
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i> Pombal and Haddad, 1992	+	
<i>Pseudis cardosoi</i> Kwet, 2000	+	+
<i>Scinax aromothyella</i> Faivovich, 2005	+	+
<i>Scinax berthae</i> (Barrio, 1962)		+
<i>Scinax caldarum</i> (Lutz, 1968)	+	
<i>Scinax catharinae</i> (Boulenger, 1888)	+	+
<i>Scinax crospedospilus</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Scinax curicica</i> Pugliese, Pombal, and Sazima, 2004	+	+
<i>Scinax duartei</i> (Lutz, 1951)	+	
<i>Scinax fuscomarginatus</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Scinax granulatus</i> (Peters, 1871)	+	+
<i>Scinax hayii</i> (Barbour, 1909)	+	+
<i>Scinax luizotavioi</i> (Caramaschi and Kisteumacher, 1989)	+	
<i>Scinax maracaya</i> (Cardoso and Sazima, 1980)	+	
<i>Scinax obtriangulatus</i> (Lutz, 1973)	+	+
<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad and Kasahara, 1995	+	+
<i>Scinax rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	+	+
<i>Scinax rogerioi</i> Pugliese, Baêta, and Pombal, 2009	+	
<i>Scinax similis</i> (Cochran, 1952)	+	+
<i>Scinax squalirostris</i> (Lutz, 1925)	+	+
<i>Scinax trapicheiroi</i> (A. Lutz and B. Lutz, 1954)	+	+
<i>Scinax uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	+	+
<i>Sphaenorhynchus surdus</i> (Cochran, 1953)	+	+
<i>Trachycephalus dibernardoi</i> Kwet and Solé, 2008	+	
<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus, 1758)		+
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	+	+
<i>Leptodactylus jolyi</i> Sazima and Bokermann, 1978		+
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	+	+
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	+	+
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)		+
<i>Leptodactylus notoaktites</i> Heyer, 1978		+
<i>Leptodactylus plaumanni</i> Ahl, 1936	+	+
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	+	+
<i>Physalaemus barrioi</i> Bokermann, 1967	+	
<i>Physalaemus centralis</i> Bokermann, 1962		+
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	+	+
<i>Physalaemus gracilis</i> (Boulenger, 1883)	+	+
<i>Physalaemus lateristriga</i> (Steindachner, 1864)		+

continuação

Taxa	Conjunto	
	P	T
<i>Physalaemus marmoratus</i> (Reinhardt and Lütken, 1862)	+	+
<i>Physalaemus maximus</i> Feio, Pombal, and Caramaschi, 1999		+
<i>Physalaemus nattereri</i> (Steindachner, 1863)	+	+
<i>Physalaemus olfersii</i> (Lichtenstein and Martens, 1856)	+	+
<i>Physalaemus orophilus</i> Cassini, Cruz, and Caramaschi, 2010		+
<i>Physalaemus signifer</i> (Girard, 1853)		+
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)		+
<i>Pseudopaludicola murundu</i> Toledo, Siqueira, Duarte, Veiga-Menoncello, Recco-Pimentel, and Haddad, 2010		+
Microhylidae		
<i>Chiasmocleis leucosticta</i> (Boulenger, 1888)		+
<i>Chiasmocleis mantiqueira</i> Cruz, Feio, and Cassini, 2007		+
<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)		+
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	+	+
<i>Elachistocleis ovalis</i> (Schneider, 1799)	+	+
Odontophrynidae		
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+
<i>Odontophrynus cultripes</i> Reinhardt and Lütken, 1862	+	+
<i>Proceratophrys avelinoi</i> Mercadal de Barrio and Barrio, 1993	+	
<i>Proceratophrys boiei</i> (Wied-Neuwied, 1824)	+	+
<i>Proceratophrys melanopogon</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	+	
Total gêneros	15	17
Total espécies	77	75

Tabela 3. Aninhamento para os 31 tipos de ambientes analisados na mata Atlântica. Valores de aninhamento calculado (NODF) com *Nestedness Overlap and Decreasing Fill* e aplicação do modelo nulo FE. NODFc e NODFr são valores calculados com base nas colunas (locais) e linhas (espécies ou gêneros) respectivamente. Locais = total de locais ocupados pelas taxa. Ocorrência = número total de taxa presente em cada matriz. Preenchimento = proporção das células ocupadas em cada matriz. NODF (FE) = valor de NODF esperado baseado no modelo nulo FE. * = valores significativos.

	NODF	NODFc	NODFr	Locais	Ocorrência	Preenchimento	p	NODF (FE)
Espécies								
Geral	22,05	28,95	21,36	30	94	0,132	0,001*	18,80
Conjunto P	22,57	28,87	22,37	14	77	0,158	0,001*	18,91
Conjunto T	22,68	27,30	22,48	16	75	0,153	0,025*	21,37
Gêneros								
Geral	73,83	77,29	63,98	30	18	0,380	0,001*	60,23
Conjunto P	78,81	84,12	74,20	14	15	0,452	0,001*	59,42
Conjunto T	66,42	70,64	62,70	16	17	0,404	0,072	61,41

Tabela 4. Análise de PERMANOVA com método de Jaccard e 999 permutações para as espécies e gêneros de girinos amostrados nos estudos considerados para a Mata Atlântica. gl = graus de liberdade. SQ = soma dos quadrados. QM = quadrado médio. U.P. *unique permutations*. * = valores significativos.

Origem da variação	Presença/ausência dos taxa de girinos						U.P.
	gl	SQ	QM	Pseudo-F	R ²	p	
Espécies							
Hidroperíodo	1	0,2314	0,23141	0,59739	0,02089	0,893	999
Resíduos	28	10,8466	0,38738		0,97911		
Total	29	11,0780			1,00000		
Gêneros							
Hidroperíodo	1	0,3080	0,30803	2,0354	0,06777	0,044*	999
Resíduos	28	4,2375	0,15134		0,93223		
Total	29	4,5455			1,00000		

Tabela 5. Resultado da análise de SIMPER para os gêneros distribuídos entre os conjuntos P (permanente) e T (temporário) com as suas respectivas contribuições (individual e acumulada) para a dissimilaridade.

Gênero	Contribuição	Contribuição acumulada	Abundância média -	
	(%)	(%)	P	T
<i>Leptodactylus</i>	4,627	11,76	0,429	0,813
<i>Elachistocleis</i>	4,166	22,34	0,214	0,563
<i>Rhinella</i>	4,035	32,59	0,714	0,5
<i>Aplastodiscus</i>	3,498	41,48	0,5	0,188
<i>Hypsiboas</i>	2,659	48,23	0,857	0,812
<i>Odontophrynus</i>	2,533	54,67	0,214	0,25
<i>Proceratophrys</i>	2,508	61,04	0,285	0,188
<i>Dendropsophus</i>	2,333	66,97	0,857	0,875
<i>Sphaenorhynchus</i>	2,138	72,40	0,285	0,125
<i>Trachycephalus</i>	1,986	77,45	0,072	0,250
<i>Physalaemus</i>	1,894	82,26	0,857	0,938
<i>Phyllomedusa</i>	1,546	86,19	0,214	0,063
<i>Bokermannohyla</i>	1,368	89,66	0,214	0
<i>Pseudis</i>	1,292	92,95	0,143	0,063
<i>Chiamocleis</i>	1,216	96,04	0	0,125
<i>Scinax</i>	0,760	97,97	0,929	1
<i>Dermatonotus</i>	0,413	99,02	0	0,063
<i>Pseudopaludicola</i>	0,386	100	0	0,063

Legendas das figuras

Figura 1. Mapa com as 16 localidades analisadas no presente estudo distribuídas pela Mata Atlântica.

Figura 2. Ordenação dos conjuntos de poças permanentes (verde) e temporárias (azul) no espaço reduzido formado pelos eixos do Escalonamento Multidimensional não Métrico (nMDS) para as assembleias de girinos da Mata Atlântica, analisadas em nível de espécies (A) e gêneros (B).

Figuras

Fig. 1

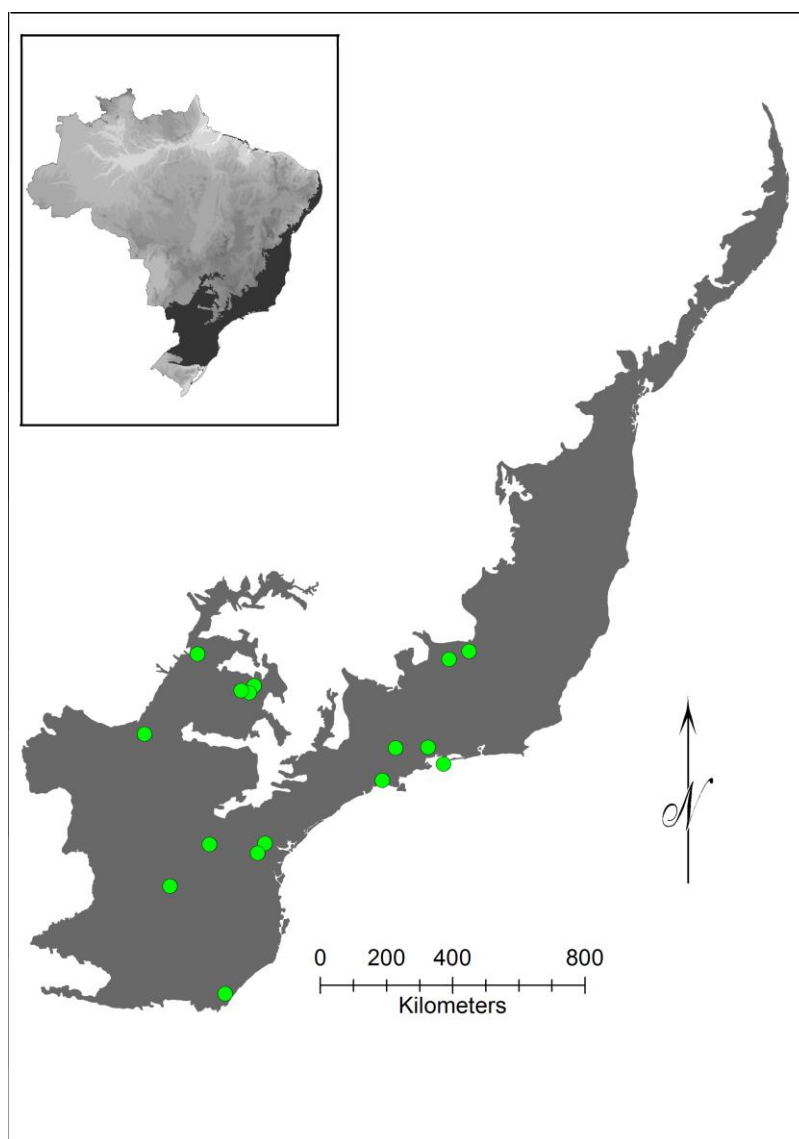
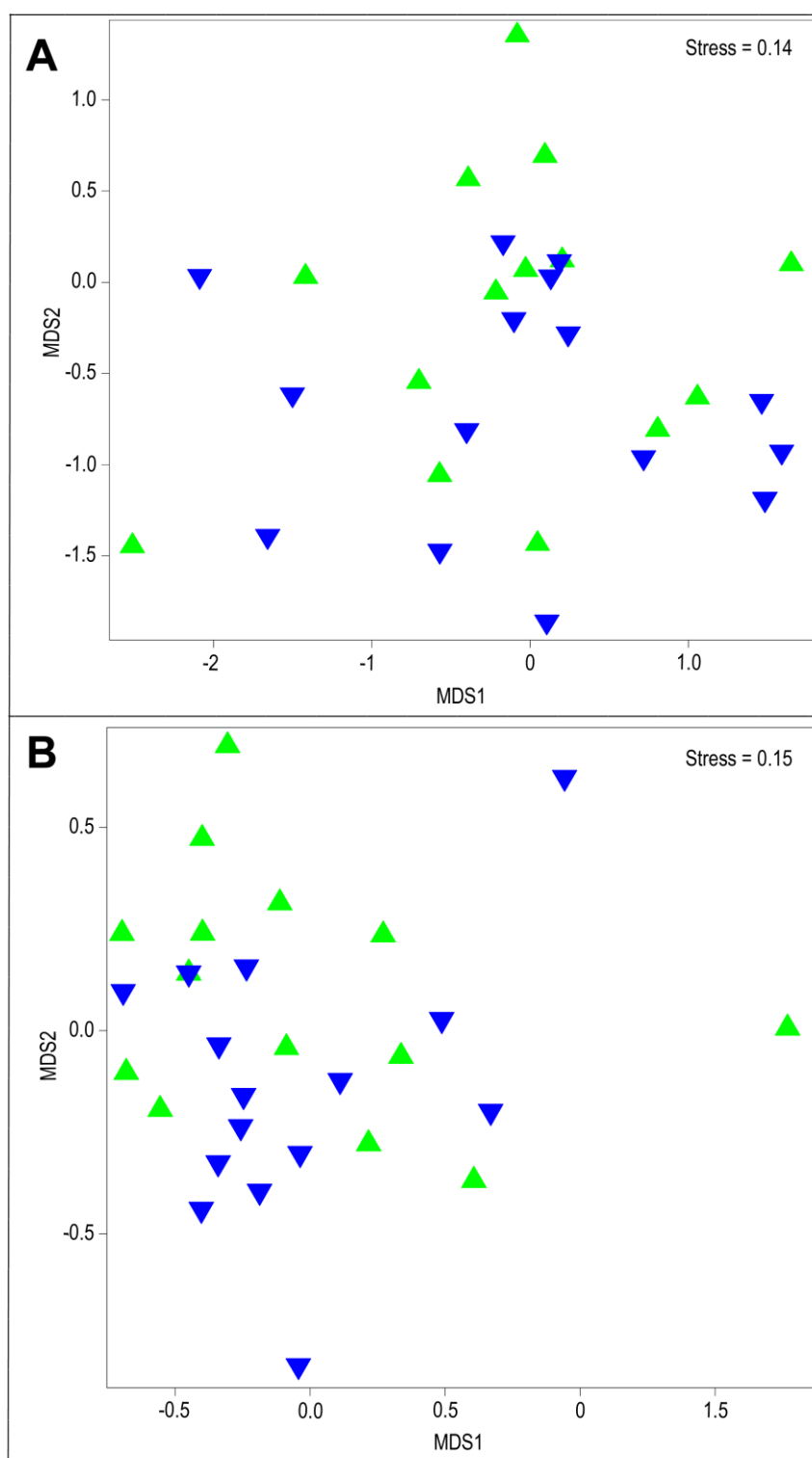


Fig. 2



Anexos

Anexo 1. Matriz representando a ocorrência decrescente das espécies de girinos nas localidades analisadas da Mata Atlântica. Para referência das siglas de localidade consultar Tabela 1.

Espécies	MG- P-02	MG- T-02	PS- P-01	PS- T-01	PS- P-02	PS- T-02	RG- T-01	PR- T-01	SP- T-05	PR- P-01	SR- P-01	SP- T-04	SP- T-09	SP- T-08	PR- T-02	SP- P-05	RG- P-01	PR- P-02	MG- T-01	SP- P-01	SP- P-06	SP- T-06	SP- P-02	SR- T-01	MG- P-01	SP- T-02	SP- T-01	SP- P-04	RJ- T-01	RJ- P-01
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Dendropsophus minutus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas faber</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Scinax perereca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Scinax fuscovarius</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus microps</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Scinax hayii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Physalaemus nattereri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Scinax similis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Physalaemus gracilis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proceratophrys boiei</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas polytaenius</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhinella icterica</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhinella schneideri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas prasinus</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax aromothyella</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis ovalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontophrynus americanus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus nanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hypsiboas raniceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Scinax squalirostris</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sphaenornychus surdus</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis bicolor</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus plaumanni</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus marmoratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus olfersii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Scinax curicica</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Scinax uruguayus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas leptolineatus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus nahdereri</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax catharinae</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachycephalus typhonius (venulosus)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax granulatus</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus elegans</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus decipiens</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas pardalis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhinella abei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus sanborni</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudis cardosoi</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax obtriangulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Physalaemus centralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

continuação

Espécies	MG-P-02	MG-T-02	PS-P-01	PS-T-01	PS-P-02	PS-T-02	RG-T-01	PR-T-01	SP-T-05	PR-P-01	SR-P-01	SP-T-04	SP-T-09	SP-T-08	PR-T-02	SP-P-05	RG-P-01	PR-P-02	MG-T-01	SP-P-01	SP-P-06	SP-T-06	SP-P-02	SR-T-01	MG-P-01	SP-T-02	SP-T-01	SP-P-04	RJ-T-01	RJ-P-01
<i>Odontophrynus cultripes</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus rubicundulus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhinella rubescens</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas crepitans</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax rizibilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax trapicheiroi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Rhinella henseli</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus seniculus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax crosopedospilus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus jolyi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus notoaktites</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus signifer</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dermatonotus muelleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus lateristriga</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhinella crucifer</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aplastodiscus cavicola</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas semilineatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax luizotavioi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax rogerioi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax maracaya</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proceratophrys avelinoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proceratophrys melanopogon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aplastodiscus callipygius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bokermannohyla ahenea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus giesleri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas latistriatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllomedusa distincta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax berthae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax caldarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax duartei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachycephalus dibernardoi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus barrooi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus maximus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus orophilus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudopaludicola morundu</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chiasmocleis leucosticta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Chiasmocleis mantiqueira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 2. Matriz representando a ocorrência decrescente dos gêneros de girinos nas localidades analisadas da Mata Atlântica. Para referência das siglas de localidade consultar Tabela 1.

[illegible]

CAPÍTULO 2

O papel da estruturação de habitat e do componente espacial como determinantes na composição de assembleias de girinos nos Campos Sulinos

Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira^{1*}, Igor Soares de Oliveira², Denise de Cerqueira Rossa-Feres³, Carlos Eduardo Conte^{1,4}

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, CP 19020, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Avenida Bertrand Russel, s/n, Cidade Universitária Zeferino Vaz, Barão Geraldo, CEP 13083-865, Campinas, São Paulo, Brasil.

³ Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rua Cristóvão Colombo, 2265, Jardim Nazareth, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.

⁴ Instituto Neotropical: Pesquisa e Conservação, CP 19009, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

* Autor para correspondência: adrikcoliveira@gmail.com

Resumo

Poças dulcícolas estão sujeitas à variação de diversos gradientes, tais como o hidroperíodo, área, tipos de solo, cobertura vegetal, insolação. As assembleias de girinos, que constituem grande parte da fauna presente nesses locais, são estruturadas por interações bióticas, tais como predação e competição, por componentes ambientais, como complexidade do hábitat, cobertura vegetal e hidroperíodo, além da distribuição dos corpos d'água ao longo de uma paisagem. A detecção dos fatores responsáveis pela estruturação biótica pode ser realizada através de análises isoladas dos diferentes componentes ambientais tidos como reguladores da estruturação de assembleias, verificando as variações puras de cada componente, bem como as suas interações. No presente estudo, avaliamos a influência de componentes ambientais, espaciais e suas interações na estruturação de assembleias de girinos, sujeitas à variação no hidroperíodo, de corpos d'água naturalmente desprovidos de dossel pertencentes aos Campos Sulinos relacionados à Mata Atlântica. Especificamente, analisamos se há uma maior influência de preditores relacionados à heterogeneidade ambiental e como essas variáveis influenciam as abundâncias das espécies. O estudo foi desenvolvido ao longo de um ano com a coleta padronizada de girinos em 30 poças que apresentaram diferentes hidroperíodos (11 permanentes, seis semipermanentes, 10 temporárias e três efêmeras). A fim de determinar a influência de parâmetros ambientais na composição das espécies, nós utilizamos 10 características das poças, das quais sete foram relacionadas à estrutura dos ambientes e três foram relacionadas ao componente espacial. Foram registrados girinos de 21 espécies, a maioria foi encontrada em poças com hidroperíodos mais longos. Tanto a estrutura das poças, quanto as variações espaciais foram importantes para a composição das assembleias. A fração da variação explicada pela interação dos componentes foi baixa e por esse motivo consideramos a influência da estrutura e do espaço separadamente. O hidroperíodo, juntamente com as variáveis relacionadas à complexidade vegetal foram as variáveis mais relacionadas à variação na composição e na distribuição das abundâncias das espécies de girinos dos Campos Sulinos.

Palavras-chave: anuros, heterogeneidade, hidroperíodo, análise de redundância, partição hierárquica.

Abstract

Freshwater ponds inhabited by larval amphibians show hydrological gradients, and this variation can be determined by water supply, rain, area, soil types, vegetation and insolation. Assemblages of tadpoles are structured both by biotic interactions, such as predation and competition, or by environmental components, such as habitat complexity, vegetation cover and hydroperiod, besides the distribution of water bodies on landscapes. Detection of the factors responsible for biotic structure can be accomplished via single analysis of each component considered as environmental regulators of assemblages, as well as the interactions among them. In the present study, we evaluated the relative influence of environmental and spatial components, and their interactions on assemblages of tadpoles. We selected 30 ponds in grasslands areas in Campos Sulinos of the Atlantic Forest. Specifically, we tested influence of predictors related to environmental heterogeneity and space, and how these variables influence the abundances of species. The study was conducted during a year, and we selected 10 characteristics of ponds (seven related to the structure, and three related to spatial component) in order to detect variations in assemblages of tadpoles. We recorded tadpoles of 21 species and most of them were found in ponds with longer hydroperiods. Both the structure of the ponds and spatial variations were important for the assemblages. The fraction of variance explained by the interaction of the components was low and therefore we consider the influence of structure and space separately. Hydroperiod and variables related to vegetation complexity were more related to the abundance of species.

Keywords: anuran, heterogeneity, hydroperiod, redundancy analysis, hierarchical partitioning.

Introdução

Habitats com estruturas ambientais similares tendem a suportar assembleias similares (Parris, 2004) e assim a compreensão dos processos responsáveis pela geração de padrões de ocorrência, composição e dinâmica de assembleias biológicas representa uma das peças de estudo fundamentais da ecologia (Werner et al., 2007). A composição de assembleias e comunidades biológicas de ambientes lênticos dulcícolas é determinada por diversos fatores tanto ambientais (e.g. heterogeneidade da estrutura física de habitat, regimes de temperatura e disponibilidade de nutrientes) como por interações bióticas, como predação e competição e pelo componente espacial, como o tamanho, o isolamento e a conectividade (Wellborn et al., 1996; Hero et al., 1998; Azevedo-Ramos et al., 1999; Urban, 2004; Provete et al., 2014). De forma semelhante, o estudo da distribuição e da variação da abundância de organismos ao longo de gradientes ambientais contribui para a compreensão do papel do determinismo local como regulador de diversidade (Wellborn et al., 1996; Ricklefs, 2004).

De acordo com Borcard et al. (1992), há, ao menos, quatro fatores que atuam como fonte de variação na composição de assembleias: a variabilidade puramente ambiental, o componente somente espacial, a interação entre estrutura e espaço e os componentes indeterminados. O grau de heterogeneidade do ambiente, i.e., a complexidade que o ambiente oferece, como a oferta de microclima e microhabitat variados tendem a favorecer a riqueza de espécies no ambiente (e.g. Urban, 2004; Eterovick & Barata, 2006; Kopp et al., 2006; Vasconcelos et al., 2011). Outro fator que influencia pronunciadamente a composição de espécies em ambientes lênticos é o hidroperíodo, uma condição física variável independente que afeta direta e indiretamente os componentes bióticos e abióticos internos ao sistema de corpos d'água (Wilbur, 1987; Wellborn et al., 1996; Van Buskirk, 2003).

As mudanças geradas pelos gradientes de hidroperíodo podem ser facilmente observadas em poças, pois esses ambientes podem estar dispostos ao longo de diversos gradientes de tamanho e complexidade (Wellborn et al., 1996; De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). Com relação ao componente espacial, o ambiente físico por si só apresenta variações que determinam a distribuição das espécies (Borcard et al., 1992; Parris, 2004). Estudos recentes têm detectado a importância desse componente como estruturador de assembleias, geralmente interagindo com a estrutura ambiental (e.g. Parris, 2004; Provete et al., 2014).

Nesse contexto, anfíbios podem servir como bons modelos biológicos para investigações sobre a influência de fatores estruturadores de assembleias no meio aquático

(e.g. Kopp et al., 2006; Both et al., 2009; Vasconcelos et al., 2011). Em sua fase larval, os anfíbios têm um papel importante como componentes dos corpos d'água lânticos atuando como presas, competidores e engenheiros dos ecossistemas, uma vez que a maioria das espécies obrigatoriamente utiliza esse tipo de ambiente para a reprodução (Haddad & Prado, 2005). Além disso, diversos estudos têm demonstrado que assembleias de girinos podem ser estruturadas por fatores variados como interações entre espécies (e.g. Wilbur, 1987; Wellborn et al., 1996; Hero et al., 1998) e efeitos produzidos por variáveis ambientais como heterogeneidade, cobertura vegetal, hidroperíodo ou influência de dossel (e.g. Eterovick & Sazima, 2000; Skelly et al., 2002; Werner et al., 2007), com o componente espacial assumindo um plano secundário (e.g. Parris, 2004; Provete et al., 2014). Dessa forma, quantificar a magnitude de influência de fatores variados e compreender sua interação e os determinantes da estruturação de assembleias de girinos pode ser revelador para os estudos limnológicos.

Dentre os fatores estruturadores mencionados acima, a cobertura de dossel tem se destacado como mecanismo importante na composição de espécies em assembleias de girinos (Skelly et al., 2002; Parris, 2004; Schiesari, 2006; Provete et al., 2014). Em corpos d'água lânticos inseridos em matriz florestais a cobertura de dossel determina diretamente a permeabilidade de luz, afetando assim, a produtividade primária, a temperatura e a taxa de decomposição da matéria orgânica (Skelly et al., 2002; Schiesari, 2006), ao passo que em corpos d'água desprovidos de cobertura de dossel a produtividade tende a ser maior (Skelly et al., 2002). Consequentemente, esses padrões podem ser ter uma participação relevante na ocupação de ambientes lânticos, pois podem produzir efeitos em todas as esferas de organização desses sistemas. Embora o papel da cobertura de dossel pareça claro para corpos d'água lânticos inseridos em floresta, não se tem o conhecimento de quais fatores estruturadores de assembleias de corpos d'água lânticos naturalmente desprovidos de dossel.

Nesse estudo investigamos a influência relativa de componentes ambientais, espaciais e sua interação como determinantes na estruturação da composição de assembleias de girinos de poças naturalmente desprovidos de dossel. Assim, verificamos se há uma maior influência sobre as assembleias de girinos de preditores relacionados à heterogeneidade ambiental das poças (e.g., hidroperíodo, complexidade vegetal, distância de fragmentos florestais) em relação à variáveis espaciais. Quantificamos quais espécies de anuros sofrem maior influência da heterogeneidade ambiental na distribuição de suas abundâncias, o que pode contribuir para a identificação de padrões para as espécies e assembleias.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na região subtropical da Mata Atlântica no sul do Brasil (Fig. 1), em localidades nos estados do Paraná e Santa Catarina, inseridas na formação dos Campos Sulinos, pertencentes à Floresta Ombrófila Mista (FOM). Dividimos o espaço geográfico amostrado em duas regiões: região 1 (26°24'S, 51°22'W), composta por propriedades particulares no município de General Carneiro, com cerca de 3700 ha com matriz principal composta por ambientes florestais de Mata de Araucária; região 2 (26°31'S, 51°38'W) formada por propriedades particulares em sua maioria inseridas na Unidade de Conservação Refúgio de Vida Silvestre dos Campos de Palmas (RVSCP) abrangendo cerca de 118800 ha, com formações típicas de campos naturais, com esparsos capões de mata associados.

Os Campos Sulinos são ecossistemas típicos da região sul do Brasil, originários de um clima frio e seco que já caracterizava a região bem antes da expansão natural das formações florestais após a metade do Holoceno (Behling et al., 2009). A vegetação típica desses ambientes é considerada pioneira e persiste a milhares de anos (Bond & Parr, 2010), sendo caracterizadas por uma paisagem composta predominantemente por gramíneas e áreas associadas a fragmentos florestais da Floresta Ombrófila Mista (FOM) formando paisagens em mosaicos (Pillar & Vélez, 2010). A fitofisionomia de FOM é uma das mais ameaçadas do Brasil (Castella & Britez, 2004) e juntamente com os Campos Sulinos, ocupavam áreas originais de grande extensão no sul do país (Maack, 2012). Atualmente a FOM e os Campos Sulinos encontram-se descaracterizados e ameaçados principalmente por atividades humanas, tais como monocultura, plantio extensivo e queimadas (Roderjan et al., 2002; Overbeck et al., 2007), reforçando a importância de estudos nesse ecossistema.

O clima da região é do tipo Cfb de Köppen (Köppen, 1948) - subtropical úmido mesotérmico, com temperatura média do mês mais frio inferior a 18°C, geadas severas e frequentes nos meses mais frios, verões frescos com temperatura média dos meses mais quentes em torno 20°C e sem estação seca definida (IAPAR, 2011).

Desenho amostral

Selecionamos 30 poças, divididas entre as regiões 1 (n = 17) e 2 (n = 13), que foram amostradas uma vez por mês entre agosto de 2012 e julho de 2013. As poças foram caracterizadas de acordo com o hidroperíodo (Tabela 1, Anexo 1), sendo: permanentes (P - poças que permaneceram cheias de água por todo o ano, n = 11); semipermanente (S - poças

que ficaram cheias por 10 ou 11 meses, $n = 6$); temporárias (T - poças que mantiveram água entre 6 e 9 meses, $n = 10$); efêmeras (E - poças que permaneceram cheias por período menor que 5 meses, $n = 3$).

Os girinos foram amostrados com puçá de tela de arame (40x35 cm, malha de 1 mm e cabo longo), que foi passado por duas pessoas simultaneamente durante 30 minutos em cada poça a fim de amostrar todos os microambientes disponíveis no interior das mesmas. Após cada vez que o puçá era passado pela poça, a tela era vistoriada e os organismos capturados eram coletados. Todos os exemplares de girinos coletados (Licença nº 34263-1, expedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio) foram prontamente identificados através de consultas às bibliografias específicas (e.g. Rossa-Feres & Nomura, 2006; Gonçalves, 2014) e especialistas. Com finalidade de padronização, a nomenclatura taxonômica foi organizada de acordo com Frost (2014). Os exemplares coletados serão depositados na Coleção Científica do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, Campus de São José do Rio Preto (DZSJRP), São Paulo.

A fim de determinar a influência de parâmetros ambientais na composição das espécies, nós coletamos características das poças (Anexo 1) e as dividimos em dois grupos: (i) variáveis relacionadas às características físicas, químicas e de complexidade ambiental, medidas em todos os meses para todas as poças que estavam cheias d'água, que são denominadas de “estrutura”: porcentagem da cobertura de vegetação na superfície da poça (PV - estimada visualmente a partir da divisão da superfície em quadrantes, variando de 0 a 100%), quantidade de tipos de vegetação no interior da poça (TV - os tipos de vegetação foram estimados e contados visualmente), hidroperíodo (HI) estabelecido como o número de meses que cada poça ficou cheia d'água durante o ano de amostragem, área das poças (AR - foram medidas as maiores medidas de largura e comprimento das poças e posteriormente para o cálculo aproximado da área foi aplicada a fórmula da elipse: $A=r1 \times r2 \times \pi$), profundidade das poças (PR - em cada poça foi determinado o local mais central e mais profundo de onde era medida a profundidade), potencial hidrogeniônico e temperatura da água (pH, TE, - utilizando uma sonda multiparâmetros Horiba U-10); (ii) variáveis relacionadas à organização espacial das assembleias, que no presente estudo são denominadas de “espaço”: distância em linha reta (desconsiderando o relevo) entre cada poça e o fragmento de mata mais próximo (DF - obtida com o uso do software Google Earth versão 7.0.2, 2013), coordenadas geográficas de cada poça (CO).

Preparação e análise de dados

As medidas de abundância de cada espécie em cada poça e em cada mês amostrado foram utilizadas como variáveis respostas. A fim de diminuir o efeito das espécies muito comuns sobre as demais, foram realizadas transformações de Hellinger para os dados de abundância (e.g. Parris, 2004; Provete et al., 2014), o qual consiste em dividir os valores de abundância de cada espécie pela abundância total, com posteriores transformações com raiz quadrada (Legendre & Legendre, 2012). Também testamos a colinearidade entre os fatores através do fator de inflação da variância (VIF), sendo excluídos os fatores com valores de VIF acima de 10 (Hair et al., 2009).

Primeiramente, para utilizar as coordenadas geográficas das poças como descritores do espaço, nós utilizamos o método de coordenadas principais para matrizes de vizinhança (*Principal Coordinates of Neighbor Matrices* - PCNM) baseados no I de Moran (Borcard et al., 2011). Esse método transforma pares de coordenadas geográficas em uma matriz truncada de distância euclidiana, gerando autovetores ortogonais utilizados como variáveis espaciais nas análises (Griffith & Peres-Neto, 2006; Dray et al., 2012). Os primeiros PCNMs gerados representam as escalas maiores de amplitude sendo que cada PCNM sucessivo representa escalas mais finas de sucessão (Borcard & Legendre, 2012). A seleção das PCNMs significativas na variação nos dados de composição das assembleias foi realizada pelo método de *forward selection* (Borcard et al., 2011). Após a seleção dos vetores, as medidas de DV foram incluídas na matriz para compor o fator espaço.

Para verificar a fração de explicação das variáveis preditoras estrutura e espaço sobre as assembleias de girinos, nós utilizamos uma análise de redundância (RDA - *Redundancy Analysis*) com a utilização de R^2 ajustado (Legendre & Legendre, 2012). Conceitualmente, a RDA é uma regressão linear múltipla seguida por uma análise de componentes principais (PCA) da tabela de valores ajustados, onde a variável resposta é uma matriz de composição de espécies (matriz Y) que é explicada por uma ou mais matrizes de variáveis preditoras, matrizes X e W (Borcard et al., 2011). Também determinamos os efeitos exclusivos e compartilhado das variáveis preditoras sobre a composição das espécies através da RDA parcial (RDAP) com valores ajustados de R^2 (Borcard et al., 1992; Legendre & Legendre, 2012). A seleção do melhor conjunto de variáveis que melhor explica a variação na composição das assembleias foi realizada por *forward selection*, a fim de selecionar as variáveis significativas com maiores valores de R^2 (Borcard et al., 2011). A partir da significância dos modelos gerados procedeu-se com a seleção dos componentes de variação. A variação na matriz de cada assembleia foi decomposta em componentes de explicação

estrutura [a], espaço [c], fração explicada pelos dois componentes [b] e residual não explicado [d].

A fim de verificar a influencia das variáveis de estrutura selecionadas pela RDAP nas relações espécie-específicas, efetuamos a análise de partição hierárquica que considera a importância de cada componente considerado, i.e. estrutura e espaço, na predição da abundância das espécies (Mac Nally, 2002). Essas análises foram realizadas com o modelo *quasipoisson* após detecção da superdispersão (*overdispersion*) dos dados de abundância (e.g. Silva et al., 2011, 2012). A partição hierárquica compara todos os modelos possíveis em uma regressão múltipla e determina as capacidades independentes e integradas das variáveis preditivas em explicar os padrões de variabilidade na variável resposta (Chevan & Sutherland, 1991). A capacidade explicativa independente de cada preditor é caracterizada por um índice (I), um segundo parâmetro (J) mede a interação entre cada preditor e há a porcentagem total da variância explicada (R^2). As variáveis que explicam de forma independente uma maior proporção da variação do que o esperado por acaso são identificadas por testes resultantes de 1000 randomizações (Mac Nally, 2002), com significância atestada por valores de limite de confiança acima de 95% ($Z\text{-score} = 1,65$, Mac Nally 2002). Todos os testes descritos foram realizados através do software estatístico R, versão 3.0.3 (R Core Team, 2014), com uso dos pacotes *fields* (Nychka et al., 2014), *PCNM* (Dray et al., 2006), *vegan* (Oksanen et al., 2013), *packfor* (Dray, 2009), *faraway* (Faraway, 2014) e *hier.part* (Walsh & Mac Nally, 2014).

Resultados

Riqueza e distribuição das espécies

Foram registrados girinos de 21 espécies de anuros (Tabela 1) pertencentes a cinco famílias: Bufonidae (1); Hylidae (14); Leptodactylidae (4); Microhylidae (1) e Odontophrynidae (1). Os táxons referidos como *Rhinella* spp. e *Scinax* spp. não foram identificados a nível específico. Dezenove espécies foram registradas na região 1 sendo que *Dendropsophus sanborni*, *Hypsiboas faber*, *H. leptolineatus*, *Scinax fuscovarius* e *Sphaenorhynchus surdus* ocorreram exclusivamente nessa região, enquanto que 16 espécies foram registradas na região 2, com *Hypsiboas pulchellus* e *Pseudis cardosoi* representando registros exclusivos. Com relação ao hidroperíodo, 20 espécies foram registradas em poças permanentes, 16 em poças semipermanentes, 15 em poças temporárias e três espécie nas poças efêmeras (Tabela 1). Duas espécies (*Rhinella* spp. e *Pseudis cardosoi*) foram registradas exclusivamente em poças permanentes e uma espécie (*Hypsiboas leptolineatus*)

foi exclusiva de poças temporárias. Nenhuma espécie foi registrada exclusivamente nas poças semipermanentes e efêmeras.

Influência do espaço e estrutura na composição das assembleias

Todas as variáveis preditoras foram mantidas na análise de RDA, pois não foi detectada colinearidade entre elas ($VIF < 10$). Foram selecionados nove vetores pelo método de *forward selection* (R^2 ajustado = 0,129, Tabela 2) que posteriormente foram incluídas nas análises de RDA. Detectamos 13 variáveis com contribuição significativa sobre a variação da composição das assembleias (Tabela 3): cinco variáveis relacionadas à estrutura das poças (PV, HI, TV, TE e PR) e oito variáveis espaciais (V1, V6, V3, V10, V8, V7, V12 e V11). O primeiro eixo da RDA foi correlacionado com 10 variáveis (HI, TV, PV, TE, V1, V3, V7, V8, V10 e V11) e negativamente correlacionado com três (PR, V6 e V12) (Tab. 4, Fig. 2). Já o segundo eixo da RDA está positivamente correlacionado com oito variáveis (TE, V1, V3, V6, V7, V8, V10 e V12) e negativamente correlacionado com as demais (HI, TV, PV, PR e V11). As variáveis HI, TV e PV foram altamente relacionadas e demonstraram altos valores de explicação (evidenciado pelos vetores na Fig. 2).

A partição da variância entre as variáveis de espaço e estrutura permitiu a detecção do mesmo poder de explicação para os dois componentes (Fig. 3). Tanto a estrutura ([a]) quanto o espaço ([c]) explicaram cerca de 11% da variação total cada, com fração da explicação compartilhada ([b]) de cerca de 2% e variação residual ([d]) de 77% (Tabela 5, Fig. 3).

Relações espécie-específicas com variáveis estruturais

Os cinco fatores estruturais selecionados pela RDA foram importantes para a distribuição das abundâncias de 11 espécies de girinos (Fig. 4). Poças com maior hidroperíodo suportaram maiores abundâncias de nove espécies (*Dendropsophus minutus*, *Sphaenorhynchus surdus*, *Odontophrynus americanus*, *Leptodactylus plaumanni*, *Scinax* spp., *Rhinella* spp., *Hypsiboas bischoffi*, *H. prasinus* e *Physalaemus cuvieri*). Poças mais heterogêneas, com maiores valores de TV e PV, permitiram maiores abundâncias de seis espécies (*D. minutus*, *S. surdus*, *O. americanus*, *L. plaumanni*, *Scinax* spp. e *Rhinella* spp.). Poças mais profundas permitiram maiores abundâncias de quatro espécies (*S. surdus*, *O. americanus*, *L. plaumanni* e *Scinax* spp.), enquanto que poças com temperaturas que variaram menos favoreceram a abundância de quatro espécies (*D. minutus*, *L. plaumanni*, *Scinax aromothyella* e *Elachistocleis bicolor*).

Discussão

Os resultados obtidos indicam que a estrutura do hábitat e o componente espacial influenciam diretamente a composição das assembleias de girinos de anuros em áreas abertas. Todavia, as causas dos padrões espaciais gerados não são encontradas nos descritores ambientais, dado que o valor de explicação da fração compartilhada desses dois componentes foi pouco maior que 1%. Dessa maneira, a explicação isolada de cada componente torna-se mais lógica (e.g. Borcard et al., 1992).

Os girinos não possuem controle na escolha do ambiente onde vivem, pois o local de reprodução e da deposição das desovas é determinado pelos parentais (Alford, 1999; Fatorelli & Rocha, 2008). Dessa forma, certas influências dos componentes estruturais e espaciais observadas em estudos desenvolvidos com girinos provavelmente estão relacionadas com a capacidade de acesso dos indivíduos adultos às poças e, conseqüentemente, os padrões que encontramos nesse estudo podem ser o reflexo dessa relação.

A heterogeneidade das poças analisadas foi determinada pela interação do hidroperíodo e a variação da vegetação no interior das poças que tiveram grande influência atuando em conjunto na composição das assembleias, assim como influenciaram as abundâncias da maioria das espécies. A complexidade da vegetação no interior dos corpos d'água utilizados para reprodução é citada como um fator importante para as espécies de anuros, pois refletem a disponibilidade de ambientes favorecendo a atividade reprodutiva (e.g. substrato para vocalização de adultos), bem como a sobrevivência dos girinos (e.g. abrigo contra predadores, maior disponibilidade de alimento) (Parris & McCarthy, 1999; Kopp et al., 2006; Afonso & Eterovick, 2007; Silva et al., 2011, 2012). A heterogeneidade ambiental, de maneira geral, tem sido reconhecida como uma das melhores explicações para a variação na diversidade de espécies (Huston, 1994). Estudos desenvolvidos em florestas tropicais sugerem que ambientes complexos permitem a coexistência de um número maior de espécies de anuros que ambientes homogêneos, por disponibilizar maior número de microambientes (e.g. Parris, 2004; Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2009).

Nesses casos, o hidroperíodo comumente surge como um fator importante na variação da composição de assembleias de girinos nos ambientes lênticos (e.g. Gascon, 1991; Both et al., 2009; Vasconcelos et al., 2011) e podemos considerá-lo como um fator de heterogeneidade, uma vez que poças mais duradouras tendem a abrigar maior número de microambientes (e.g. Wellborn et al., 1996; Snodgrass et al., 2000; Parris, 2004; Afonso & Eterovick, 2007; Santos et al., 2007), atuando como promotor de complexidade. Nossos resultados corroboram padrões obtidos por outros estudos que avaliaram a influência do

hidroperíodo, nos quais poças com maior perenidade são capazes de abrigar maior riqueza e abundância de girinos (e.g. Heyer et al., 1975; Werner et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011). Além disso, assim como observado por Babbitt et al. (2003), Babbitt (2005) e Vasconcelos et al. (2011), um número muito restrito de espécies foi registrado em habitats efêmeros, sendo esses ambientes em geral muito pobres em complexidade e riqueza. A maioria das espécies registradas no presente estudo possui reprodução prolongada (C. E. Conte, com. pes.) e dessa forma variações acentuadas no ciclo hidrológico das poças também pode influenciar a reprodução dos anuros adultos, uma vez os parentais necessitam permanecer nas poças durante vários meses (e.g. Fatorelli & Rocha, 2008).

No presente estudo, o hidroperíodo, juntamente com a porcentagem e os tipos de vegetação no interior das poças, foram os fatores que mais influenciaram a maior parte da variação das abundâncias. As espécies *Dendropsophus minutus* e *Sphaenorhynchus surdus*, por exemplo, que tiveram suas abundâncias relacionadas a essas variáveis, são espécies com reprodução prolongada e que geralmente utilizam ambientes de longa duração para a reprodução (e.g. Bokermann, 1963; Caramaschi, 2010), o que justifica sua ausência em poças efêmeras. *Odontophrynus americanus*, que teve abundância relacionada às variáveis de heterogeneidade (HI e PV) e de profundidade da poça, ocorreu tanto em poças mais duradouras quanto em poças efêmeras. No entanto, as larvas dessa espécie são descritas como tendo desenvolvimento lento, necessitando de vários meses para a metamorfose (Kwet et al., 2010), o que poderia determinar o fracasso de proles em poças efêmeras. O táxon referido aqui como *Rhinella* spp. ocorreu somente em poças permanentes, a exemplo de *R. icterica* (Both et al., 2009). Embora isso possa ser interpretado como uma preferência por habitat perene, outras espécies do mesmo gênero ocorrem em ambientes com diversos hidroperíodos (e.g. Kwet et al., 2010; Moreira & Maltchik, 2012), o que pode indicar diferentes estratégias adotadas por cada espécie. As espécies da família Leptodactylidae (*L. plaumanni* e *P. cuvieri*) que também possuíram abundâncias relacionadas ao hidroperíodo, ocorreram em poças com diversas durações, diferentemente do registrado por Both et al. (2009), onde essas espécies foram restritas a ambientes temporários. Por fim, as espécies do gênero *Hypsiboas* ocorreram mais relacionadas a poças duradouras, como também observado por Both et al. (2009) em áreas de campo.

Outro fator significativo na estruturação das assembleias foi a profundidade das poças. Essa variável, por sua vez, também pode ser relacionada ao hidroperíodo e à heterogeneidade do habitat, uma vez que poças mais duradouras tendem a ser mais profundas e com maior quantidade de cobertura vegetal (Rolon et al., 2008). Além disso, poças mais profundas

possuem maior estratificação vertical, o que permite maior coocorrência das guildas de girinos com diferentes especializações (e.g. Both et al., 2011). A profundidade foi importante para a abundância de quatro espécies, porém sempre aliada a fatores de heterogeneidade ambiental.

Com relação à temperatura da água, outro importante componente estrutural, sua influência pode ser relacionada tanto com a fisiologia e comportamento dos anuros adultos, assim como com a fisiologia dos girinos. Primeiramente, temperaturas mais altas influenciam o comportamento reprodutivo, aumentando as taxas de reprodução e, conseqüentemente, aumentando a quantidade de desovas nos ambientes (Wells, 2007). Os anuros são capazes de escolher os ambientes reprodutivos que oferecem melhores condições ao desenvolvimento das desovas, nesse caso, com temperaturas mais apropriadas para esse fim (Fatorelli & Rocha, 2008). Além disso, ambientes com temperaturas ideais, permitem a sobrevivência, crescimento e o desenvolvimento adequado dos girinos (e.g. Ultsch et al., 1999; Skelly et al., 2002; Schiesari, 2006). A influência da temperatura tem sido apontada como um fator secundário na regulação da atividade reprodutiva de anuros em regiões tropicais, uma vez que geralmente está correlacionada à ocorrência de chuvas nas regiões com sazonalidade bem marcada (e.g. Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011). No entanto, em regiões subtropicais temperadas, onde a pluviosidade é distribuída ao longo do ano sem estação seca definida, a temperatura tem sido indicada como um fator determinante para a ocorrência de anuros (e.g. Both et al., 2009). De acordo com nossos resultados, somente a temperatura como fator determinou a abundância de *Scinax aromothyella* e *Elachistocleis bicolor*, demonstrando seu papel fundamental para certos táxons.

Com relação à influência isolada do componente espacial na composição das assembleias de girinos, a interpretação dessa condição deve ser realizada com cautela (Borcard et al., 1992). Uma interpretação possível da influência desse fator está relacionada à habilidade e as condições de ocupação de habitats pelos adultos (Van Buskirk, 2005). De maneira geral, locais mais próximos geograficamente tendem a exibir assembleias similares, indicando que processos de dispersão e migração influenciam as assembleias de anfíbios em diferentes regiões (Parris, 2004). Anfíbios anuros são reconhecidos pela baixa habilidade de migração por longas distâncias (Wells, 2007; Kovar et al., 2009; Heemeyer & Lannoo, 2012) se comparados a outros grupos taxonômicos. Essas limitações são atribuídas principalmente a aspectos fisiológicos e comportamentais das espécies, tais como a dependência da umidade e sensibilidade às variações de temperatura (Duellman & Trueb, 1994). Além disso, esse grupo de animais mostra uma alta fidelidade aos ambientes (Blaustein et al., 1994), sendo que alguns estudos populacionais detectaram indivíduos utilizando os mesmos locais por vários

anos (Sinsch, 1990). Há também algumas espécies que são capazes de se deslocar e de viver a vários metros de seus locais de nascimento (Van Buskirk, 2005), como alguns anuros pertencentes às famílias Ranidae e Leptodactylidae (e.g. Vasconcelos & Calhoun, 2004; Humphries & Sisson, 2012).

Processos biológicos, tais como crescimento, reprodução ou predação (Borcard et al., 1992) podem ter gerado os padrões espaciais independentes das características ambientais, bem como a fração não explicada pela partição da variância. Esses fatores têm sido apontados como importantes estruturadores de assembleias de anuros em estudos experimentais (e.g. Resetarits & Wilbur, 1989; Rieger et al., 2004). Além disso, fatores estocásticos (e.g. seca, distúrbios antrópicos) ou mesmo outros fatores externos ao sistema que não foram mensurados no estudo podem afetar esse entendimento (Borcard et al., 1992).

Estudos sobre a influência de fatores abióticos em poças utilizadas para a reprodução na riqueza de espécies de anuros são recentes e diferentes resultados têm sido encontrados, dificultando o estabelecimento de um padrão uniforme para anuros. Essa ausência de um consenso sobre quais fatores ambientais são mais influentes pode indicar que cada localidade possui seus fatores mais importantes, e que um fator pode influenciar as assembleias de anuros de maneiras diferentes, dependendo do local (Vasconcelos et al., 2009). No presente estudo, observamos tanto a influência da estrutura quanto do espaço sobre a composição das espécies de girinos. No entanto, não detectamos interação entre esses dois conjuntos, indicando que pode haver outras variáveis como interações bióticas ou flutuações estocásticas que podem estar afetando a distribuição das espécies na região estudada. Todavia, com base nos padrões observados, podemos afirmar que a estrutura do hábitat, principalmente a variação do hidroperíodo, bem como a quantidade e variedade da vegetação que compõem o interior das poças são fatores determinantes da composição e abundância das espécies de girinos dos Campos Sulinos.

Agradecimentos

Agradecemos à W.T. Suzuki, A. Silveira, C.M Mello, J.S. Pinto, P.C. Ferreira, R. Matos e D.S. Gonçalves pelo auxílio nos trabalhos de campo e/ou de laboratório. Também agradecemos à S. Freitas, Indústrias Pizzatto e aos proprietários rurais que permitiram nosso acesso às poças durante as coletas. AKCO agradece ao CNPq (141681/2011-0) e CAPES (99999.014064/2013-08) pelas bolsas de estudos. ISO agradece ao CNPq (161812/2011-2) e CAPES (3855/13- 9) pelo auxílio financeiro. DCRF agradece ao CNPq pela bolsa de pesquisa

(nº 303522/2013-5) e ao Projeto SISBIOTA (Fapesp: nº 2010/52321-7 e CNPq: nº 563075/2010-4) pelo suporte financeiro. CEC agradece a CAPES (PRODOC nº 18-32/2010).

Referências

- Afonso, L. G., & P. C. Eterovick, 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 41: 949–963.
- Alford, R. A., 1999. Ecology. Resource use, competition and predation In McDiarmid, R.W. & Altig, R. (ed), *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago: 240–278.
- Azevedo-Ramos, C., W. E. Magnusson, & P. Bayliss, 1999. Predation as the Key Factor Structuring Tadpole Assemblages in a Savanna Area in Central Amazonia. *Copeia* 1999: 22–33.
- Babbitt, K. J., 2005. The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 269–279.
- Babbitt, K. J., M. J. Baber, & T. L. Tarr, 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1539–1552.
- Behling, H., V. Jeske-Pieruschka, L. Schüler, & V. D. Pillar, 2009. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio In Pillar, V. D., S. C. Müller, Z. M. S. Castilhos, & A. V. V. Jacques (eds), *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília: 13–25.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake, & W. P. Sousa, 1994. Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence, and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. *Conservation Biology* 8: 60–71.
- Bokermann, W. C. A., 1963. Girinos de Anfíbios Brasileiros - I (Amphibia - Salientia). *Revis* 23: 349–353.
- Bond, W. J., & C. L. Parr, 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of grassy biomes. *Biological Conservation* 143: 2395–2404.
- Borcard, D., F. Gillet, & P. Legendre, 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York, 306 pp.
- Borcard, D., & P. Legendre, 2012. Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study. *Ecology* 93: 1473–1481.
- Borcard, D., P. Legendre, & P. Drapeau, 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73: 1045–1055.
- Both, C., A. S. Melo, S. Z. Cechin, & S. M. Hartz, 2011. Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter?. *Acta Oecologica Elsevier Masson SAS* 37: 140–145.

- Both, C., M. Solé, T. G. Santos, & S. Z. Cechin, 2009. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia* 624: 125–138.
- Caramaschi, U., 2010. Descrição do girino de *Spaenorhynchus surdus* (Cochran, 1953) (Anura, Hylidae). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 27: 67–74.
- Castella, P. R., & R. M. Britez, 2004. A floresta com Araucária no Paraná. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Brasília, 233 pp.
- Céréghino, R., J. Biggs, B. Oertli, & S. Declerck, 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597: 1–6.
- Chevan, A., & M. Sutherland, 1991. Hierarchical partitioning. *The American Statistician* 45: 90–96.
- De Meester, L., S. Declerck, R. Stoks, G. Louette, F. Van De Meutter, T. De Bie, E. Michels, & L. Brendonck, 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 715–725.
- Dray, S., 2009. packfor: Forward selection with permutation. (Canoco p. 46). R package version 0.0-7/r58. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar>. Accessed 6 November 2014.
- Dray, S., P. Legendre, & P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Dray, S., R. Péliissier, P. Couteron, M. J. Fortin, P. Legendre, P. R. Peres-Neto, E. Bellier, R. Bivand, F. G. Blanchet, M. de Cáceres, A. B. Dufour, E. Heegaard, T. Jombart, F. Munoz, J. Oksanen, J. Thioulouse, & H. H. Wagner, 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82: 257–275.
- Duellman, W. E., & L. Trueb, 1994. *Biology of Amphibians*. McGraw- Hill Book Company, New York, 670 pp.
- Eterovick, P. C., & I. M. Barata, 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian stream: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62: 365–377.
- Eterovick, P. C., & I. Sazima, 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21: 439–461.
- Faraway, J., 2014. Package “faraway”. Version 1.0.6. R Development Core Team.
- Fatorelli, P., & C. F. D. Rocha, 2008. O que molda a distribuição das guildas de girinos tropicais? Quarenta anos de busca por padrões. *Oecologia Brasiliensis* 12: 733–742.

- Frost, D. R. 2014., 2014. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. American Museums of Natural History, New York, USA. , <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Gascon, C., 1991. Population and Community Level Analyses of Species Occurrences of Central Amazonian Rainforest Tadpoles. *Ecology* 72: 1731–1746.
- Gonçalves, D. S., 2014. Diversidade e chave de identificação para girinos ocorrentes em áreas de Floresta com Araucária. Dissertação: Universidade Federal do Paraná, 131 pp.
- Griffith, D. A., & P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87: 2603–2613.
- Haddad, C. F. B., & C. P. A. Prado, 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55: 207–217.
- Hair, J. F., B. Black, B. Babbin, R. E. Anderson, & R. L. Tatham, 2009. *Análise Multivariada de Dados*. Artmed, São Paulo.
- Heemeyer, J. L., & M. J. Lannoo, 2012. Breeding migrations in crawfish frogs (*Lithobates areolatus*): long-distance movements, burrow philopatry, and mortality in a near-threatened species. *Copeia* 2012: 440–450.
- Hero, J.-M., C. Gascon, & W. E. Magnusson, 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. *Australian Journal of Ecology* 23: 474–482.
- Heyer, W. R., R. W. McDiarmid, & D. L. Weigmann, 1975. Tadpoles , predation and pond habitats in the Tropics. *Biotropica* 7: 100–111.
- Humphries, W. J., & M. A. Sisson, 2012. Long distance migrations, landscape use, and vulnerability to prescribed fire of the Gopher Frog (*Lithobates capito*). *Journal of Herpetology* 46: 665–670.
- Huston, M. A., 1994. Biological diversity – The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, New York, 681 pp.
- IAPAR, 2011. IAPAR – Instituto Agrônômico do Paraná. Cartas Climáticas do Paraná. , <http://www.iapar.br/modules/conteudo/conteudo.php?conteudo=863>.
- Kopp, K., M. Wachlevski, & P. C. Eterovick, 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84: 136–140.
- Köppen, W., 1948. *Climatologia : con un estudio de los climas de la Tierra* . Fondo de Cultura Economica, México, 479 pp.
- Kovar, R., M. Brabec, R. Vita, & R. Bocek, 2009. Spring migration distances of some Central European amphibian species. *Amphibia-Reptilia* 30: 367–378.

- Kwet, A., R. Lingnau, & M. Di-Bernardo, 2010. KPró-Mata - Anfíbios da Serra Gaúcha, sul do Brasil. EDIPUCRS, Porto Alegre, 148 pp.
- Legendre, P., & L. Legendre, 2012. Numerical Ecology. Elsevier, Oxford, 1006 pp.
- Maack, V., 2012. Geografia física do Estado do Paraná. Livraria José Olympio, Rio de Janeiro, 526 pp.
- Mac Nally, R., 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* 11: 1397–1401.
- Moreira, L. F. B., & L. Maltchik, 2012. Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33: 261–271.
- Nychka, D., R. Furrer, & S. Sain, 2014. Package “fields”. Version 7.1. R Development Core Team.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O’Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. Stevens, & H. Wagner, 2013. Community ecology package. Version 2.0-10. R Development Core Team.
- Overbeck, G. E., S. C. Müller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V. D. Pillar, C. C. Blanco, I. I. Boldrini, R. Both, & E. D. Forneck, 2007. Brazil’s neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Parris, K. M., 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Eco* 27: 392–400.
- Parris, K. M., & M. McCarthy, 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams?. *Australian Journal of Ecology* 24: 495–502.
- Pillar, V. de P., & E. Vélez, 2010. Extinção dos Campos Sulinos em Unidades de Conservação: um Fenômeno Natural ou um Problema ético?. *Natureza & Conservação* 08: 84–86.
- Provete, D. B., T. Gonçalves-Souza, M. V. Garey, I. A. Martins, & D. de C. Rossa-Feres, 2014. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia* 734: 69–79.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. .
- Resetarits, W. J., & H. M. Wilbur, 1989. Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis* : role of predators and competitors. *Ecology* 70: 220–228.
- Ricklefs, R. E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1–15.

- Rieger, J. F., C. A. Binckley, & W. J. Resettarists Jr, 2004. Larval Performance and Oviposition Site Preference Along a Predation Gradient. *Ecology* 85: 2094–2099.
- Roderjan, C. V., F. Galvão, Y. S. Kuniyoshi, & G. G. Hatschbach, 2002. As unidades fitogeográficas do estado do paran , brasil. *Ci ncia & Ambiente* 24: 75–92.
- Rolon, A. S., T. Lacerda, L. Maltchik, & D. L. Guadagnin, 2008. Influence of area, habitat and water chemistry on richness and composition of macrophyte assemblages in southern Brazilian wetlands. *The Journal of Vegetation Science* 19: 221–228.
- Rossa-Feres, D. de C., & F. Nomura, 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of S o Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6: BN00706012006.
- Santos, T. G., D. de C. Rossa-Feres, & L. Casatti, 2007. Diversidade e distribui  o espa o-temporal de anuros em regi o com pronunciada esta  o seca no sudeste do Brasil. *Iheringia, S rie Zoologia* 97: 37–49.
- Schiesari, L., 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51: 412–423, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2427.2005.01497.x>.
- Silva, F. R., C. P. Candeira, & D. de C. Rossa-Feres, 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation* 21: 1411–1424.
- Silva, F. R., J. P. Gibbs, & D. de C. Rossa-Feres, 2011. Breeding Habitat and Landscape Correlates of Frog Diversity and Abundance in a Tropical Agricultural Landscape. *Wetlands* 31: 1079–1087.
- Sinsch, U., 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology, Ecology and Evolution* 2: 65–79.
- Skelly, D. K. ., L. K. Freidenburg, & J. M. Kiesecker, 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83: 983–992.
- Snodgrass, J. W., M. J. Komoroski, A. L. Bryan Jr, & J. Burger, 2000. Relationships among Isolated Wetland Size , Hydroperiod , and Amphibian Species Richness : Implications for Wetland Regulations. *Conservation Biology* 14: 414–419.
- Ultsch, G. R., D. F. Bradford, & J. Freda, 1999. Physiology coping with the environment In McDiarmid, R. W., & R. Altig (eds), *Tadpole: the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press, Chicago: 202–210.
- Urban, M. C., 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology* 85: 2971–2978.
- Van Buskirk, J., 2003. Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions* 9: 399–410.

Van Buskirk, J., 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936–1947.

Vasconcelos, T. da S., T. G. Santos, D. de C. Rossa-Feres, & C. F. B. Haddad, 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673: 93–104.

Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, D. C. Rossa-Feres, & C. F. . Haddad, 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87: 699–707.

Vasconcelos, V., & A. J. K. Calhoun, 2004. Movement patterns of adult and juvenile *Rana sylvatica* (LeConte) and *Ambystoma maculatum* (Shaw) in three restored seasonal pools in Maine. *Journal of Herpetology* 38: 551–561.

Walsh, C., & R. Mac Nally, 2014. Package “hier.part”. Version 1.4-4. R Development Core Team.

Wellborn, G. A., D. K. Skelly, & E. E. Werner, 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337–363.

Wells, K. D., 2007. *The Ecology and Behavior os Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1148 pp.

Werner, E. E., D. K. Skelly, R. a. Relyea, & K. L. Yurewicz, 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712.

Wilbur, H. M., 1987. Regulation of structure in complex systems : experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 1437–1452.

Tabelas

Tabela 1. Espécies de girinos registradas em poças dulcícolas em áreas de Campos Sulinos inseridos na região subtropical da Mata Atlântica. P = poça permanente. S = poça semipermanente. T = poça temporária. E = poça efêmera. Ocorrência: R1 = região 1. R2 = região 2. + indica presença.

Taxa	Hidroperíodo				Ocorrência	
	P	S	T	E	R1	R2
Bufonidae						
<i>Rhinella</i> spp.	+				+	+
Hylidae						
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	+	+	+		+	+
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	+	+			+	
<i>Hypsiboas bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	+	+	+		+	+
<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	+		+		+	
<i>Hypsiboas leptolineatus</i> (Braun and Braun, 1977)			+		+	
<i>Hypsiboas prasinus</i> (Burmeister, 1856)	+	+			+	+
<i>Hypsiboas pulchellus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+				+
<i>Pseudis cardosoi</i> Kwet, 2000	+					+
<i>Scinax aromothyella</i> Faivovich, 2005	+	+	+		+	+
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	+	+			+	
<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad and Kasahara, 1995	+	+	+		+	+
<i>Scinax uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	+	+	+		+	+
<i>Scinax</i> spp.	+	+	+	+	+	+
<i>Sphaenorhynchus surdus</i> (Cochran, 1953)	+		+		+	
Leptodactylidae						
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	+	+	+		+	+
<i>Leptodactylus plaumanni</i> Ahl, 1936	+	+	+	+	+	+
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	+	+	+		+	+
<i>Physalaemus gracilis</i> (Boulenger, 1883)	+	+	+		+	+
Microhylidae						
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	+	+	+		+	+
Odontophrynidae						
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+	+	+	+	+

Tabela 02. Autovetores resultantes da análise espacial pelo método de coordenadas principais para matrizes de vizinhança (PCNM) que foram selecionados por *forward selection*. Os vetores estão ordenados por valores de explicação R^2 e valores de F. A significância é representada por valores de $p < 0,05$.

Vetores	R^2	R^2 acumulado	R^2 acumulado ajustado	F	p
V1	0,042786768	0,04278677	0,03926760	12,158211	0,0001
V12	0,023814765	0,06660153	0,05971298	6,914305	0,0001
V3	0,020119294	0,08672083	0,07657328	5,948027	0,0001
V6	0,014765597	0,10148642	0,08812563	4,420574	0,0002
V8	0,014720479	0,11620690	0,09971822	4,463814	0,0002
V10	0,014361908	0,13056881	0,11103103	4,410504	0,0003
V11	0,009883389	0,14045220	0,11783252	3,058563	0,0029
V7	0,008061366	0,14851357	0,12280831	2,508862	0,0136
V9	0,006673247	0,15518681	0,12638636	2,085357	0,0356

Tabela 3. Treze variáveis resultantes da análise de redundância (RDA) que foram selecionadas por *forward selection*. As variáveis são representadas por: hidroperíodo (HI), tipos de vegetação (TV), porcentagem de vegetação (PV), temperatura (TE), profundidade (PR) e vetores da análise PCNM (V1, V3, V6, V7, V8, V10, V11 e V12). Os vetores estão ordenados por valores de explicação R^2 e valores de F. A significância é representada por valores de $p < 0,05$.

Variáveis	R^2	R^2 acumulado	R^2 acumulado ajustado	F	p
PV	0,045986061	0,04598606	0,04247866	13,111138	0,001
V1	0,038081817	0,08406788	0,07730823	11,267399	0,001
HI	0,038182500	0,12225038	0,11249760	11,745120	0,001
TE	0,034297773	0,15654815	0,14400612	10,938504	0,001
V6	0,019749712	0,17629786	0,16093029	6,425773	0,001
V3	0,019410573	0,19570844	0,17763447	6,443712	0,001
V10	0,015623734	0,21133217	0,19057775	5,269536	0,001
V8	0,014344647	0,22567682	0,20230102	4,909231	0,002
V7	0,012091384	0,23776820	0,21178302	4,187867	0,001
TV	0,010574937	0,24834314	0,21976303	3,700104	0,001
PR	0,007128017	0,25547115	0,22421231	2,508352	0,012
V12	0,005710787	0,26118194	0,22721329	2,017432	0,038
V11	0,005891460	0,26707340	0,23042707	2,089949	0,020

Tabela 4. Correlação das variáveis espaciais e de estrutura das poças com os dois primeiros eixos da RDA. Valores entre parêntesis são relativos aos autovalores de cada eixo.

	RDA1 (16%)	RDA2 (43%)
HI	0,3496	-0,47033
TV	0,3479	-0,46064
PV	0,5822	-0,29349
TE	0,2930	0,09741
PR	-0,1621	-0,39275
V1	0,4259	0,45111
V3	0,1839	0,43610
V6	-0,2255	0,12412
V7	0,1098	0,19165
V8	0,1971	0,24082
V10	0,1727	0,35658
V11	0,1727	-0,19646
V12	-0,4247	0,15153

Tabela 5. Resultados da análise de redundância (RDA) e RDA parcial para a composição das espécies de girinos e as variáveis espaciais e estruturais. X representa as variáveis de estrutura e W as variáveis espaciais. [a] fração da variação explicada somente pela estrutura, [b] fração explicada pelos componentes estrutura e espaço, [c] fração da variação explicada somente pelo espaço, [d] resíduo não explicado. Os valores de explicação são representados por R^2 ajustado. gl = graus de liberdade.

	gl	R^2	R^2 ajustado
[a+b] = X	5	0,13895	0,12289
[b+c] = W	8	0,14851	0,12281
[a+b+c]	13	0,26707	0,23043
Fração individual			
[a]	5		0,10762
[b]	0		0,01527
[c]	8		0,10754
[d] = resíduo			0,76957

Legendas das figuras

Figura 1. Localização das poças amostradas durante agosto de 2012 e julho de 2013 nos Campos Sulinos, Brasil, A) mapa do Brasil evidenciando os estados onde o estudo foi conduzido (Paraná e Santa Catarina); B) área onde o estudo foi realizado representada pelo quadrado na fronteira dos estados; C) distribuição das poças amostradas entre os municípios, onde os polígonos sombreados representam a Região 1 e Região 2, a área cinza claro representa o Refúgio de Vida Silvestre dos Campos de Palmas (RVSCP) e as cores e formatos dos símbolos representam as poças com os respectivos hidroperíodos (quadrado amarelo = permanente, pentágono vermelho = semipermanente, círculo verde = temporária, triângulo azul = efêmeras).

Figura 2. Análise de redundância (RDA) realizada entre as assembleias de girinos e as variáveis significativas das poças: hidroperíodo (HI), tipos de vegetação (TV), porcentagem de vegetação (PV), temperatura (TE), profundidade (PR) e vetores da análise PCNM (V1, V3, V6, V7, V8, V10, V11 e V12), Eixo 1 (RDA1) explica 16% e eixo 2 (RDA2) explica 43% da variação dos dados. As siglas em vermelho representam as espécies (ver anexo 1) e os pontos em cinza representam as poças amostradas em cada mês.

Figura 3. Resultado da partição da variação com análise de redundância parcial (RDAP) mostrando as influências puras e compartilhadas entre as variáveis espaciais de estrutura das poças na composição das espécies de girinos. Os números apresentados representam os valores de R² ajustado.

Figura 4. Plotagem dos valores dos *Z-scores* significativos das contribuições independentes de cada variável, baseados na randomização da matriz de dados das abundâncias das espécies de girinos registradas nos Campos Sulinos, sul do Brasil. A linha teórica representa o limite de confiança de 95%. A) *Dendropsophus minutus*, (B) *Sphaenorhynchus surdus*, (C) *Odontophrynus americanus*, (D) *Leptodactylus plaumanni*, (E) *Scinax* spp., (F) *Rhinella* spp., (G) *Hypsibias bischoffi*, (H) *H. prasinus*, (I) *Physalaemus cuvieri*, (J) *Scinax aromothyella* e (K) *Elachistocleis bicolor*.

Figuras

Fig.1

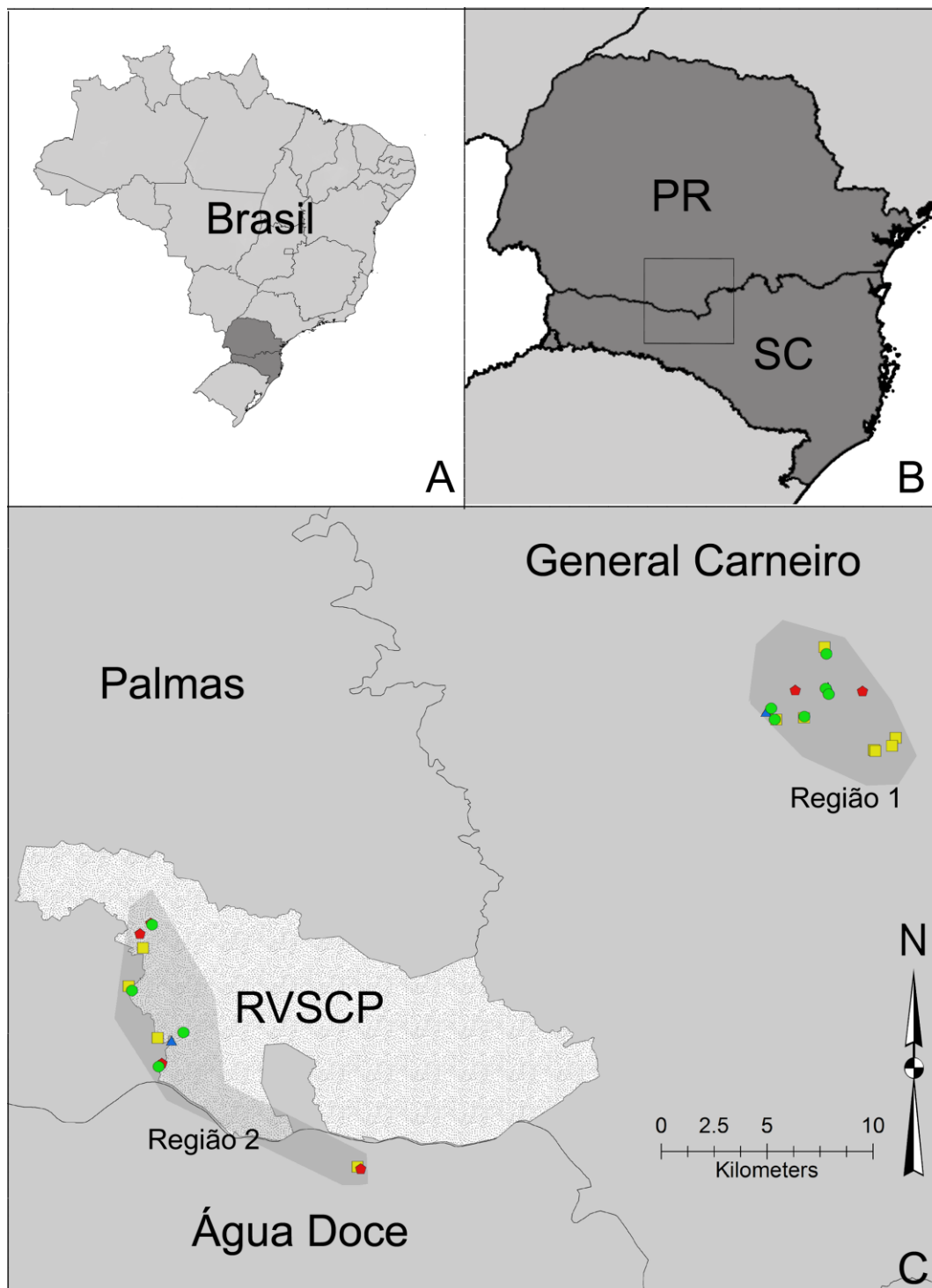


Fig.2

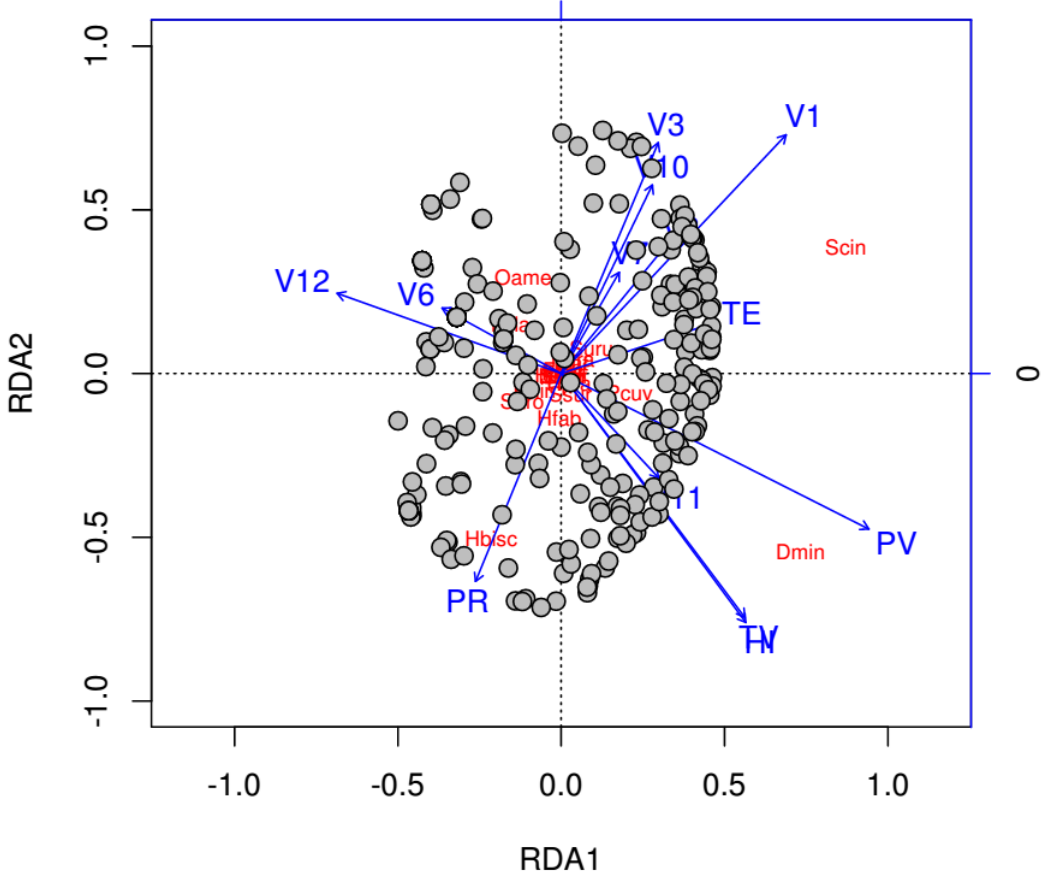


Fig.3

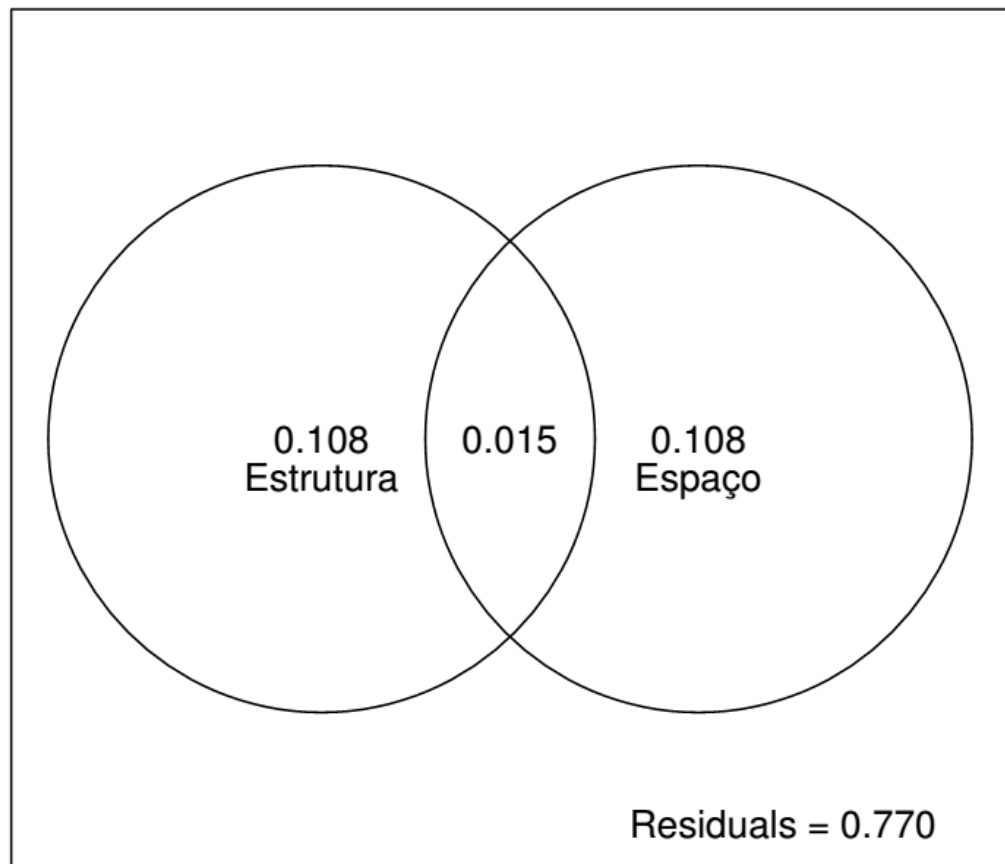
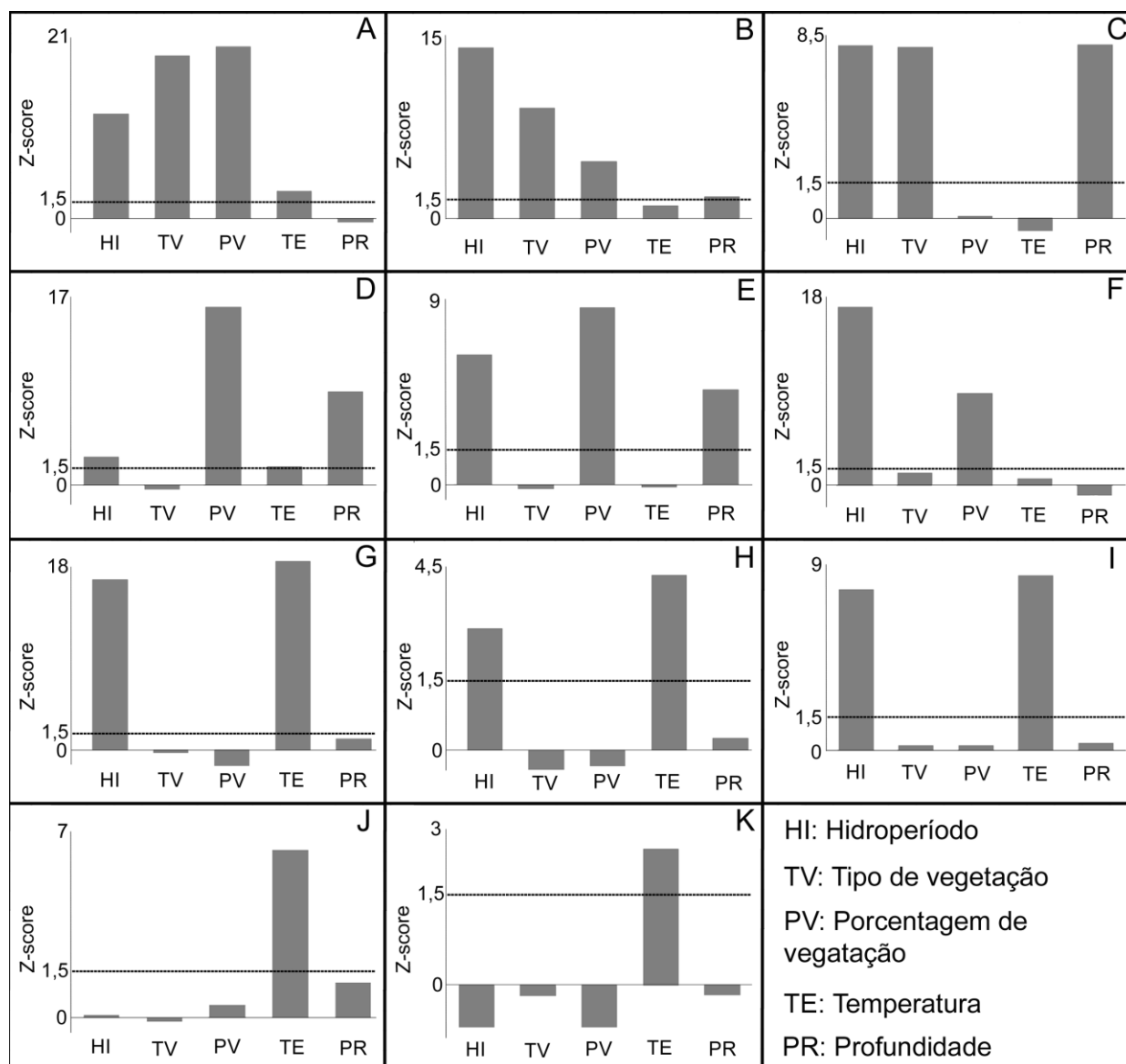


Fig.4



Anexos

Anexo 1. Dados referentes à variáveis ambientais e abundância de girinos coletados durante estudo em 30 poças dulcícolas durante agosto de 2012 e julho de 2013.

Poça	Mês	Longitude	Latitude	HI	AR	PR	TE	pH	PV	TV	DV	Dmin	Dsan	Hbisc	Hfab	Help	Hpra	Hpul	Saro	Sfus	Sper	Suru	Scin	Ssur	Llat	Lpla	Pcuv	Pgra	Oame	Rhin	Ebic	Pcar
S01	agosto	-51.364	-26.395	S	96.791	80	15.5	5.47	10	1	0	30	0	0	0	0	1	0	14	0	0	0	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S01	september	-51.364	-26.395	S	77.441	48	11.5	6.14	30	1	0	25	0	1	0	0	0	0	4	26	73	0	161	0	0	2	0	0	0	0	0	0
S01	october	-51.364	-26.395	S	123.74	85	19	6.12	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	68	0	0	0	0	0	0
S01	december	-51.364	-26.395	S	20.754	38	21.1	7.56	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	170	0	0	0	0	0	0
S01	february	-51.364	-26.395	S	50.07	22	22.2	6.33	5	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0
S01	march	-51.364	-26.395	S	71.144	40	14.8	5.4	35	3	0	2	0	4	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S01	april	-51.364	-26.395	S	62.313	35	19.5	6.3	10	3	0	14	0	1	0	0	30	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S01	may	-51.364	-26.395	S	156.12	120	13.5	6.38	5	2	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S01	june	-51.364	-26.395	S	201.75	130	15.1	5.72	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S01	july	-51.364	-26.395	S	212.45	122	13.8	6.27	5	2	0	2	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T01	october	-51.3794	-26.379	T	651.79	20	19.4	6.04	70	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0
T01	november	-51.3794	-26.379	T	742.43	21	16.4	5.82	100	3	0	323	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	187	0	0	0	11	1	0	0	0	0
T01	january	-51.3794	-26.379	T	496.43	35	31.1	6.43	100	3	0	398	0	5	11	0	0	0	30	0	0	0	442	0	0	0	14	11	0	0	0	0
T01	february	-51.3794	-26.379	T	750.41	21	24.5	6.4	100	4	0	333	0	0	11	0	0	0	5	0	1	0	70	0	0	0	0	1	0	0	0	0
T01	march	-51.3794	-26.379	T	936.28	32	22.7	5.82	99	3	0	448	0	5	1	0	0	0	2	0	1	0	6	1	0	0	2	0	0	0	0	0
T01	april	-51.3794	-26.379	T	916.27	56	20.6	6.16	100	4	0	305	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T01	may	-51.3794	-26.379	T	1037.8	67	13.9	6.21	85	3	0	100	0	11	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T01	june	-51.3794	-26.379	T	1567.3	45	14	6.4	80	3	0	60	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T01	july	-51.3794	-26.379	T	800.94	30	13.4	6	100	4	0	85	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P01	august	-51.3801	-26.376	P	1285.8	8.5	16.3	5.92	50	1	0	14	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P01	september	-51.3801	-26.376	P	1241.1	75	15.6	6.63	30	2	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	284	0
P01	october	-51.3801	-26.376	P	1332.9	50	18.8	5.49	30	2	0	16	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	2	0	3	0	0
P01	november	-51.3801	-26.376	P	1116.3	76	19.1	5.73	50	2	0	29	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	9	1	0	0	0	0
P01	december	-51.3801	-26.376	P	862.21	54	28.4	7.28	70	3	0	44	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	19	0	0	0	0	0
P01	january	-51.3801	-26.376	P	1637.8	71	27.9	6.51	60	3	0	100	0	8	5	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	8	0	0	0	0	0
P01	february	-51.3801	-26.376	P	1529.6	69	24.1	6.06	60	4	0	121	0	19	26	0	0	1	0	0	0	3	4	0	0	8	0	0	0	0	0	0
P01	march	-51.3801	-26.376	P	1376.8	56	18	5.76	60	2	0	47	0	98	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	0
P01	april	-51.3801	-26.376	P	1670.2	54	18.8	5.34	50	3	0	42	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P01	may	-51.3801	-26.376	P	1399.5	65	13.5	6.18	50	3	0	36	0	43	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P01	june	-51.3801	-26.376	P	1442.5	60	14	5.66	30	2	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P01	july	-51.3801	-26.376	P	1155.1	56	14	6.14	40	4	0	23	0	12	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E01	october	-51.3786	-26.393	E	419.03	20	21.6	5.14	20	1	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0
E01	april	-51.3786	-26.393	E	389.95	19	23.5	6.05	10	1	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E01	may	-51.3786	-26.393	E	304.68	15	14.7	5.72	20	2	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E01	june	-51.3786	-26.393	E	522.24	25	15.9	5.32	10	1	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E01	july	-51.3786	-26.393	E	286.21	13	15.8	6.17	20	1	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	85	0	0	0	0
T02	october	-51.3796	-26.394	T	177.21	25	20.7	5.43	5	1	20	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	87	0	31	0	0	0	0
T02	february	-51.3796	-26.394	T	35.338	15	20	5.75	50	3	20	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	29	2	2	0	0	0	0
T02	march	-51.3796	-26.394	T	54.245	22	16.9	5.82	100	4	20	149	0	0	72	0	0	0	0	0	0	0	69	0	0	0	2	0	0	0	0	0
T02	april	-51.3796	-26.394	T	67.139	21	21.5	6.91	50	3	20	165	0	0	148	0	0	0	3	0	0	0	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T02	may	-51.3796	-26.394	T	64.796	55	15.1	6.08	5	4	20	5	0	0	39	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T02	june	-51.3796	-26.394	T	99.913	36	15.9	5.37	10	2	20	9	0	0	16	0	0	0	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T02	july	-51.3796	-26.394	T	54.181	21	15.6	6.72	70	4	20	18	0	0	38	0	0	0	2	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	october	-51.3784	-26.396	T	573.33	30	18.3	4.9	20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	november	-51.3784	-26.396	T	67.918	20	19.5	5.7	50	1	0	298	0	0	0	0	0	23	0	0	0	62	335	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	february	-51.3784	-26.396	T	53.293	13	21.3	5.8	70	2	0	185	0	0	0	0	0	0	63	0	0	2	236	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	march	-51.3784	-26.396	T	969.77	52	14.9	4.8	100	5	0	12	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
T03	april	-51.3784	-26.396	T	428.82	46	18.6	6.36	30	4	0	227	0	0	0	0	0	0	68	0	0	0	231	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	may	-51.3784	-26.396	T	633.71	53	12.5	5.45	10	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	june	-51.3784	-26.396	T	4029.7	150	13.9	5.59	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T03	july	-51.3784	-26.396	T	2835.1	80	13.5	6.21	20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	248	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
P02	august	-51.3888	-26.406	P	1653.2	90	16.7	5.89	80	1	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	6	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P02	september	-51.3888	-26.406	P	1575	65																										

continuação

Poça	Mês	Longitude	Latitude	HI	AR	PR	TE	pH	PV	TV	DV	Dmin	Dsan	Hbisc	Hfab	Help	Hpra	Hpul	Saro	Sfus	Sper	Suru	Scin	Ssur	Llat	Lpla	Pcuv	Pgra	Oame	Rhin	Ebic	Pcar
P02	may	-51.3888	-26.406	P	2422.6	83	13.5	5.64	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P02	june	-51.3888	-26.406	P	4197.2	114	15.7	5.95	10	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P02	july	-51.3888	-26.406	P	3686.5	96	13.9	7.25	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T04	october	-51.3886	-26.406	T	693.94	34	18.8	5.33	40	3	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T04	february	-51.3886	-26.406	T	273.83	23	20.4	5.66	15	3	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0
T04	march	-51.3886	-26.406	T	282.41	30	24.1	6.42	60	2	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T04	april	-51.3886	-26.406	T	256.07	32	9.9	5.98	15	4	24	49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38	0	0	0	1	0	0	0	0	0
T04	may	-51.3886	-26.406	T	279.13	31	12.4	4.96	10	3	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T04	june	-51.3886	-26.406	T	344.49	34	14.3	5.38	30	3	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54	0	0
T04	july	-51.3886	-26.406	T	204.24	20	13.7	6.54	60	3	24	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	2	0	0	0	0	0	107	0	0	0
P03	august	-51.4006	-26.407	P	100.01	40	16	6.9	30	2	0	4	0	66	0	0	4	4	0	0	0	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	september	-51.4006	-26.407	P	84.466	45	12.7	6.89	50	4	0	108	0	7	0	0	2	0	2	0	27	0	96	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	october	-51.4006	-26.407	P	217.74	69	17.1	5.34	20	5	0	63	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	88	0	0	0	0	0	0	0	97	0
P03	november	-51.4006	-26.407	P	139.37	44	20.5	6.79	95	3	0	81	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	87	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	december	-51.4006	-26.407	P	86.526	35	30.3	8.53	80	4	0	174	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	95	0	0	0	1	0	0	0	0	0
P03	january	-51.4006	-26.407	P	73.462	44	20.6	6.71	70	4	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	february	-51.4006	-26.407	P	157.95	44	20.8	6.11	30	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	march	-51.4006	-26.407	P	147.19	53	15.9	5.8	50	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	april	-51.4006	-26.407	P	200.84	63	13.5	6.19	45	4	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	may	-51.4006	-26.407	P	211.94	70	12.8	6.14	65	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	june	-51.4006	-26.407	P	311.29	81	14.7	5.33	60	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P03	july	-51.4006	-26.407	P	162.42	55	13.3	7.62	40	3	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	october	-51.4012	-26.407	T	333.59	46	14.4	5.45	80	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0
T05	february	-51.4012	-26.407	T	223.4	31	19.8	6.25	98	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	march	-51.4012	-26.407	T	240.78	45	16	5.65	100	3	0	2	0	4	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	april	-51.4012	-26.407	T	231.83	45	12.6	6.24	99	3	0	2	0	4	0	0	0	0	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	may	-51.4012	-26.407	T	297.67	55	12.5	5.79	85	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	june	-51.4012	-26.407	T	519.59	61	16.4	6.26	80	3	0	0	0	0	0	0	0	0	183	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T05	july	-51.4012	-26.407	T	215.09	42	12.6	6.96	98	2	0	0	0	1	0	0	0	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E02	october	-51.4049	-26.404	E	33.504	21	14.2	6.08	10	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	147	0	0	0	0	0	0
E02	june	-51.4049	-26.404	E	111.06	39	13.9	6.07	10	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T06	january	-51.4027	-26.402	T	67.53	50	19.7	6.91	85	3	0	0	0	211	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
T06	february	-51.4027	-26.402	T	113.94	34	21	6.57	95	4	0	7	0	135	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
T06	march	-51.4027	-26.402	T	173.8	44	19.8	6.11	99	3	0	4	0	81	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T06	april	-51.4027	-26.402	T	109.48	70	10.9	6.56	80	4	0	5	0	134	17	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T06	may	-51.4027	-26.402	T	107.19	80	12.8	6.6	95	4	0	4	0	59	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T06	june	-51.4027	-26.402	T	155.5	59	12.9	6.39	90	2	0	0	0	29	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T06	july	-51.4027	-26.402	T	116.24	35	12.5	7.5	90	4	0	0	0	18	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S02	september	-51.3925	-26.394	S	456.28	26	17.6	5.75	30	3	200	12	0	6	0	0	0	0	1	0	0	0	108	0	0	1	0	0	0	0	0	0
S02	october	-51.3925	-26.394	S	549.5	32	14.4	4.26	50	2	200	21	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	62	0	0	0	4	19	0	0	0	0
S02	november	-51.3925	-26.394	S	423.9	28	24.9	5.8	60	4	200	14	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	55	0	0	0	20	31	0	0	0	0
S02	january	-51.3925	-26.394	S	174.66	31	21.1	6.46	40	3	200	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	133	4	0	0	0	0
S02	february	-51.3925	-26.394	S	518.05	29	25.6	5.65	40	3	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0
S02	march	-51.3925	-26.394	S	561.17	32	23.9	5.06	45	3	200	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	86	0	0	0	2	0	0	0	0	0
S02	april	-51.3925	-26.394	S	515.87	45	20.1	5.64	25	4	200	13	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	173	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S02	may	-51.3925	-26.394	S	610.16	40	14.2	6.28	40	4	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S02	june	-51.3925	-26.394	S	541.68	35	13.2	5.72	40	3	200	1	0	3	0	0	4	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S02	july	-51.3925	-26.394	S	334.73	29	15	5.55	40	4	200	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P04	august	-51.3499	-26.415	P	402.39	70	19.5	6.58	5	2	72	0	0	81	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	79	0
P04	september	-51.3499	-26.415	P	395.95	60	22	6.95	10	2	72	15	0	2	0	0	4	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	122	0
P04	october	-51.3499	-26.415	P	376.8	65	21.4	6.23	2	1	72	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	355	0	0
P04	november	-51.3499	-26.415	P	1129.7	50	23.8	7.15	2	2	72	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79	2	0	24	1	0
P04	december	-51.3499	-26.415	P	454.32	41	23	8.36	10	1	72	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1									

continuação

Poça	Mês	Longitude	Latitude	HI	AR	PR	TE	pH	PV	TV	DV	Dmin	Dsan	Hbisc	Hfab	Help	Hpra	Hpul	Saro	Sfus	Sper	Suru	Scin	Ssur	Llat	Lpla	Pcuv	Pgra	Oame	Rhin	Ebic	Pcar
P05	december	-51.3591	-26.42	P	194.4	64	21.8	6.61	50	2	0	148	5	0	4	0	0	0	0	0	0	0	14	5	0	0	10	0	0	0	0	0
P05	january	-51.3591	-26.42	P	846.43	47	21.2	5.44	95	5	0	94	0	9	31	0	0	0	0	1	0	0	18	13	0	0	26	0	0	0	0	0
P05	february	-51.3591	-26.42	P	1306.4	21	28	6.14	98	3	0	94	0	1	119	0	0	0	0	2	0	0	8	17	0	0	26	0	0	0	0	0
P05	march	-51.3591	-26.42	P	1510.6	30	15.8	5.17	80	4	0	89	0	1	24	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0
P05	april	-51.3591	-26.42	P	1271.7	35	17.7	5.8	90	4	0	149	0	77	4	0	0	0	0	0	0	0	61	17	0	0	0	0	0	0	0	0
P05	may	-51.3591	-26.42	P	963	34	14.5	6.34	80	4	0	29	0	40	2	0	0	0	4	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P05	june	-51.3591	-26.42	P	1055.9	110	15.6	5.3	2	1	0	32	0	45	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P05	july	-51.3591	-26.42	P	3107.9	93	15.4	0	5	4	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	august	-51.3586	-26.421	P	772.49	55	18.2	5.9	90	3	0	35	0	26	0	0	3	0	14	0	0	0	32	1	0	0	0	0	3	0	0	0
P06	september	-51.3586	-26.421	P	746.06	32.5	21.8	6.74	99	3	0	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	97	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	october	-51.3586	-26.421	P	832.84	37	29.6	6.98	50	3	0	91	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	65	0	509	0	1	7	0	196	0	0
P06	november	-51.3586	-26.421	P	756.11	35	23.6	6.3	75	4	0	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	0	0	0	6	0	0	0	0	0
P06	december	-51.3586	-26.421	P	372.89	43	20.8	7.46	95	4	0	92	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	11	0	0	0	0	0
P06	january	-51.3586	-26.421	P	524.45	65	19.7	5.88	70	4	0	74	0	23	13	0	2	0	0	0	0	0	11	5	0	0	64	3	0	0	0	0
P06	february	-51.3586	-26.421	P	870.94	20	30.7	6.73	80	3	0	64	0	16	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	6	0	0	0	0	0
P06	march	-51.3586	-26.421	P	754.33	34	17.6	5.73	70	5	0	103	0	95	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	april	-51.3586	-26.421	P	880.78	42	18.3	5.69	75	5	0	88	0	7	2	0	0	0	0	0	0	0	3	9	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	may	-51.3586	-26.421	P	766.19	64	14.6	6.25	90	6	0	66	0	42	0	0	0	0	15	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	june	-51.3586	-26.421	P	795.41	120	15.5	5.83	50	2	0	40	0	33	2	0	0	0	9	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0
P06	july	-51.3586	-26.421	P	828.65	51	14.3	6.96	95	5	0	91	0	39	5	0	0	0	0	0	0	10	15	0	0	1	0	0	0	0	0	
P07	august	-51.3514	-26.419	P	389.36	65	18.7	5.48	40	3	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	september	-51.3514	-26.419	P	488.83	55	19.6	6.54	30	2	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	160	0	0
P07	october	-51.3514	-26.419	P	488.83	64	22.6	6.44	20	3	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	november	-51.3514	-26.419	P	290.25	50	22.5	6.55	15	2	200	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	24	0	0
P07	december	-51.3514	-26.419	P	325.5	42	22.1	7.77	15	3	200	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0
P07	january	-51.3514	-26.419	P	362.25	63	27.8	6.48	5	2	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
P07	february	-51.3514	-26.419	P	401.51	55	25.7	6.8	10	3	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	march	-51.3514	-26.419	P	420.37	75	18.9	6.73	20	4	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	april	-51.3514	-26.419	P	310.48	70	22.4	6.71	5	4	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	may	-51.3514	-26.419	P	373.13	66	14.5	6.75	10	4	200	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	june	-51.3514	-26.419	P	481.47	97	16.7	5.56	20	2	200	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P07	july	-51.3514	-26.419	P	447.97	69	17.6	6.97	10	3	200	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
S03	august	-51.6615	-26.556	S	724.8	25	12	5.4	20	2	204	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	153	0	0	0	0	0	5	0	0	0	
S03	october	-51.6615	-26.556	S	1057.8	29	15.2	6.51	2	1	204	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
S03	november	-51.6615	-26.556	S	899.86	39	13.9	7.41	90	1	204	12	0	7	0	0	0	0	0	0	0	56	36	0	0	13	9	0	0	0	0	0
S03	january	-51.6615	-26.556	S	990.75	42	18.8	5.05	70	2	204	54	0	5	0	0	0	0	0	0	0	96	278	0	0	48	16	0	0	10	0	0
S03	february	-51.6615	-26.556	S	230.22	14	31.1	7.51	80	2	204	38	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	73	0	0	10	4	0	0	1	0	0
S03	march	-51.6615	-26.556	S	1218.5	56	20.4	7.58	50	1	204	39	0	27	0	0	0	0	0	0	0	3	45	0	0	0	2	0	0	0	0	0
S03	april	-51.6615	-26.556	S	1423.5	54	17.9	5.94	20	1	204	83	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0
S03	may	-51.6615	-26.556	S	912.8	37	9	5.42	5	1	204	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	2	0	0	0	0
S03	june	-51.6615	-26.556	S	1632.5	64	13.7	5.89	5	1	204	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	0	0	0
S03	july	-51.6615	-26.556	S	1079	60	19	7.67	10	1	204	2	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	150	0	0	0	0
T07	october	-51.6629	-26.557	T	921.9	34	15.5	7.15	1	1	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	10	0	0	0	0	0	0
T07	march	-51.6629	-26.557	T	295.93	35	18.9	7.78	60	1	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	55	0	0	0	0
T07	april	-51.6629	-26.557	T	267.86	31	16.7	7.32	20	1	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0
T07	may	-51.6629	-26.557	T	606.18	41	16.5	7.53	30	1	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T07	june	-51.6629	-26.557	T	1375.5	37	12	7.62	50	1	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T07	july	-51.6629	-26.557	T	148.55	15	11.9	8.22	20	3	360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P08	august	-51.6632	-26.545	P	2827.2	55	14.9	5.18	80	4	0	16	0	14	0	0	0	3	0	0	0	49	65	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P08	september	-51.6632	-26.545	P	2747.9	42.5	18.4	6.47	85	3	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	127	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P08	october	-51.6632	-26.545	P	3096	50	16.4	5.85	85	3	0	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	205	0	0	0	18	0	25	0	0	0
P08	november	-51.6632	-26.545	P	3633.7	60	16.3	6.83	99	3	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	232	0	0	19	2	0	0	0	0	0
P08	december	-51.6632	-26.545	P	3320.6	46	20.4	6.47	98	3	0	45	0	0	0																	

continuação

Poça	Mês	Longitude	Latitude	HI	AR	PR	TE	pH	PV	TV	DV	Dmin	Dsan	Hbisc	Hfab	Help	Hpra	Hpul	Saro	Sfus	Sper	Suru	Scin	Ssur	Llat	Lpla	Pcuv	Pgra	Oame	Rhin	Ebic	Pcar	
T08	may	-51.6742	-26.524	T	402.01	37	12.4	5.73	98	2	500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
T08	june	-51.6742	-26.524	T	475.55	42.5	13.8	6.01	100	4	500	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
T08	july	-51.6742	-26.524	T	305.29	25	13.8	6.29	95	3	500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
P09	august	-51.6755	-26.522	P	443.12	60	14.6	6.09	60	4	550	21	0	40	0	33	0	0	0	0	0	7	47	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
P09	september	-51.6755	-26.522	P	273.65	21	22.5	6.35	70	3	550	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P09	october	-51.6755	-26.522	P	2253.3	40	16.7	5.8	45	3	550	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	24	57	0	0	0	0	3	0	2	0	0	
P09	november	-51.6755	-26.522	P	1735.6	32	16.7	7.61	80	3	550	85	0	5	0	0	0	0	1	0	0	10	157	0	0	55	3	1	1	4	1		
P09	december	-51.6755	-26.522	P	106.38	24	19.3	7.61	10	3	550	96	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	39	0	0	7	0	0	0	0	0	0	
P09	january	-51.6755	-26.522	P	157.36	33	22.4	5.71	20	3	550	132	0	1	0	0	0	0	3	0	0	9	324	0	0	239	0	0	0	11	2		
P09	february	-51.6755	-26.522	P	219.31	27	26.9	6.77	40	3	550	69	0	6	0	0	0	0	3	0	0	0	36	0	0	32	0	0	0	0	0	0	
P09	march	-51.6755	-26.522	P	1046.8	55	19.8	7.04	70	3	550	45	0	4	0	0	1	0	0	0	0	0	168	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
P09	april	-51.6755	-26.522	P	1464.2	36	15.9	5.46	80	4	550	91	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	464	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
P09	may	-51.6755	-26.522	P	1102.1	62	13.6	6.29	30	2	550	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
P09	june	-51.6755	-26.522	P	1313.4	55	15.4	6.37	70	3	550	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	6	0	0	0	0	
P09	july	-51.6755	-26.522	P	651.52	40	15	6.79	90	3	550	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	1	35	0	0	0	0	11	0	0	0	0	
P10	august	-51.6694	-26.506	P	2883.8	55	16.2	6.27	95	1	340	0	0	18	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P10	september	-51.6694	-26.506	P	1994.3	41	11.6	5.6	95	2	340	3	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P10	october	-51.6694	-26.506	P	3014.5	55	21.7	6.05	60	1	340	0	0	22	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	
P10	november	-51.6694	-26.506	P	3068.7	59	20.4	6.9	98	1	340	21	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	
P10	december	-51.6694	-26.506	P	1167.4	64	19.5	6.91	95	1	340	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	9	0	0	0	0	0	0	
P10	january	-51.6694	-26.506	P	2711.6	63	22.4	5.54	95	1	340	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	46	0	0	0	0	0	0	
P10	february	-51.6694	-26.506	P	2916.1	34	28.5	5.6	98	1	340	16	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	48	0	0	0	0	0	0	
P10	march	-51.6694	-26.506	P	3687.5	71	22.6	6.29	90	1	340	3	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
P10	april	-51.6694	-26.506	P	2958.3	76	17.5	5.84	98	3	340	5	0	64	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
P10	may	-51.6694	-26.506	P	1428.3	72	17.7	6.07	15	1	340	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P10	june	-51.6694	-26.506	P	3535.3	87.5	16	6.83	2	1	340	0	0	93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P10	july	-51.6694	-26.506	P	1103.8	66	17.7	7.09	10	1	340	0	0	224	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
S04	august	-51.6615	-26.556	S	1968.8	30	20.7	6.02	98	1	320	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	17	192	0	0	0	0	17	0	0	0	0	
S04	october	-51.6615	-26.556	S	1900.4	19	21.5	5.99	50	2	320	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	9	63	0	3397	1	25	1	0	0	0	0	0
S04	november	-51.6615	-26.556	S	2500.2	24	25.4	6.61	95	2	320	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	66	6	0	0	0	0	0	
S04	january	-51.6615	-26.556	S	2144.5	25	25.1	5.52	85	1	320	25	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	237	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S04	february	-51.6615	-26.556	S	2375.4	28	30.9	6.55	90	2	320	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	110	0	0	46	0	0	0	1	0	0	
S04	march	-51.6615	-26.556	S	1679.1	39	25.4	7.43	60	1	320	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S04	april	-51.6615	-26.556	S	2571.7	40	17.3	5.97	80	1	320	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	305	0	0	1	0	1	0	0	0	0	
S04	may	-51.6615	-26.556	S	2398.2	41	14.6	6.1	5	2	320	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S04	june	-51.6615	-26.556	S	2765.3	48	17.6	7.21	20	1	320	6	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	131	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S04	july	-51.6615	-26.556	S	2339.2	40	22	7.87	60	3	320	2	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	70	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
T09	october	-51.6656	-26.496	T	232.31	18	18.8	6.7	50	2	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	
T09	february	-51.6656	-26.496	T	127.82	14	30.5	7.7	15	2	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	
T09	march	-51.6656	-26.496	T	180.09	20	26.3	6.32	40	2	395	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	108	0	0	2	0	30	0	2	0	0	
T09	april	-51.6656	-26.496	T	243.87	20	16.7	6.06	20	2	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	330	0	0	3	0	25	0	0	0	0	
T09	may	-51.6656	-26.496	T	142.8	22	16.3	5.43	10	2	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
T09	june	-51.6656	-26.496	T	166.06	20	18.6	6.43	20	2	395	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	101	0	0	0	0	48	0	0	0	0	
T09	july	-51.6656	-26.496	T	320.38	20	20.3	7.7	50	2	395	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	129	0	0	0	0	158	0	0	0	0	
S05	august	-51.6661	-26.495	S	7418.3	30	22.3	6.7	30	2	450	6	0	5	0	0	0	0	0	0	0	20	104	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
S05	october	-51.6661	-26.495	S	7226.8	20	20.3	7.41	80	3	450	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	195	0	711	1	0	9	1	0	0	0	
S05	november	-51.6661	-26.495	S	2558.2	31	26.1	6.32	98	3	450	30	0	2	0	0	0	0	0	0	0	48	633	0	0	20	1	0	0	0	0	0	
S05	december	-51.6661	-26.495	S	72.162	26	20.5	8.05	40	2	450	45	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	75	0	0	4	0	0	0	0	0	0	
S05	january	-51.6661	-26.495	S	3655.5	43	23.6	50.05	95	3	450	94	0	0	0	0	0	1	0	0	2	242	0	0	0	28	1	0	0	0	0	0	
S05	february	-51.6661	-26.495	S	2881.8	33	24.1	5.06	98	3	450	77	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	133	0	0	45	0	0	0	0	0	0	
S05	march	-51.6661	-26.495	S	4208.8	45	23.1	5.44	90	3	450	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	136	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
S05	april	-51.6661	-26.495	S	4827.8	41	17.8	5.09	85	3	450	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	206	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S05	may	-51.6661	-26.495	S																													

continuação

Poça	Mês	Longitude	Latitude	HI	AR	PR	TE	pH	PV	TV	DV	Dmin	Dsan	Hbisc	Hfab	Help	Hpra	Hpul	Saro	Sfus	Sper	Suru	Scin	Ssur	Llat	Lpla	Pcuv	Pgra	Oame	Rhin	Ebic	Pcar
T10	july	-51.6523	-26.542	T	321.84	37	13	6.76	100	3	390	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P11	august	-51.5784	-26.6	P	1561.4	65	15.5	4.97	50	4	690	3	0	30	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	september	-51.5784	-26.6	P	1534.2	27	16.8	6.63	30	3	690	6	0	0	0	0	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	october	-51.5784	-26.6	P	1695.6	NA	NA	NA	NA	3	690	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	november	-51.5784	-26.6	P	1378.1	44	19.8	6.52	40	3	690	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	
P11	december	-51.5784	-26.6	P	1252.7	56	21.4	6	75	4	690	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
P11	january	-51.5784	-26.6	P	1384	57	23.6	5.67	70	4	690	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	
P11	february	-51.5784	-26.6	P	810.5	35	21.4	5.44	50	4	690	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	
P11	march	-51.5784	-26.6	P	1385.7	65	14.7	5.51	70	4	690	8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
P11	april	-51.5784	-26.6	P	1412.2	45	15.6	5.55	70	4	690	15	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	may	-51.5784	-26.6	P	1697.9	46	11.3	6.08	50	3	690	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	june	-51.5784	-26.6	P	1729.8	36	15.8	6.16	50	3	690	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P11	july	-51.5784	-26.6	P	1402.1	35	18.2	7.47	50	4	690	0	0	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	august	-51.577	-26.601	S	557.66	47	14.8	5.96	100	3	830	0	0	4	0	0	13	0	0	0	0	20	20	0	0	0	0	0	4	0	0	
S06	november	-51.577	-26.601	S	540.14	40	21.7	6.76	40	3	830	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	52	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	december	-51.577	-26.601	S	324.25	17.5	20.1	6.44	95	3	830	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	32	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	january	-51.577	-26.601	S	440.54	69	22.8	5.7	100	3	830	42	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	february	-51.577	-26.601	S	1035.3	73	27.7	6.9	70	4	830	87	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	55	0	0	0	1	0	0	0	0	
S06	march	-51.577	-26.601	S	1224.4	69	15.3	5.53	100	4	830	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	april	-51.577	-26.601	S	1086.6	91	15.1	5.85	98	4	830	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	may	-51.577	-26.601	S	878.23	58	10.6	6.61	70	3	830	26	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	june	-51.577	-26.601	S	1164.2	105	15.3	6.48	5	2	830	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0	
S06	july	-51.577	-26.601	S	1283.9	60	17.2	7.8	85	3	830	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	

CAPÍTULO 3

Nestedness in freshwater assemblages and its relationship with wetland hydroperiod

Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira^{1*}, Igor Soares de Oliveira², Denise de Cerqueira
Rossa-Feres³, Carlos Eduardo Conte^{1,4}, Mark A. McPeck⁵

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, CP 19020, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brazil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Avenida Bertrand Russel, s/n, Cidade Universitária Zeferino Vaz, Barão Geraldo, CEP 13083-865, Campinas, São Paulo, Brazil.

³ Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rua Cristóvão Colombo, 2265, Jardim Nazareth, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil.

⁴ Instituto Neotropical: Pesquisa e Conservação, CP 19009, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brazil.

⁵ Department of Biological Sciences, Dartmouth College, Hanover, New Hampshire 03755 USA.

* Corresponding author: adrikcoliveira@gmail.com

Nestedness in hydroperiod gradient

Keywords: tadpoles, aquatic insects, predatory fishes, heterogeneity, environmental traits.

* Texto formatado de acordo com o periódico *Freshwater Biology* (ISSN: 1365-2427).

Summary

1. Freshwater systems with habitats distribution in patches tend to express a high degree of nestedness in species composition and hydroperiod is an important gradient that can promote these patterns.
2. Nestedness measures the degree to which species assemblages at lower richness sites are subsets of those at higher richness localities. Nested assemblages can be generated by a number of mechanisms, usually associated with selective extinction and colonization dynamics related to area, isolation, habitat quality and natural history traits of species as well.
3. We herein investigated patterns of nestedness in assemblages of larval amphibians and predatory insects in 30 ponds in southern Brazil that varied markedly in hydroperiod. We considered the patterns of nestedness through time, the structure of nestedness among sites in comparison to nestedness among taxa, and which environmental factors are important to generate the nestedness pattern.
4. We found that both amphibian and insects assemblages were strongly nested with respect to species richness and hydroperiod. The degree of nestedness was influenced by water temperature for amphibians and insects, and by predatory fishes for amphibians. Moreover, the impact of predatory fishes and insects on amphibians was weak and the pressure of predation was less important than desiccation risk.
5. In our study we can affirm that hydroperiod generated nested assemblages and it was the one of the most important factor structuring ponds of grasslands of southern Brazil.

Resumo

1. Poças dulcícolas distribuídas em manchas no ambiente tendem a abrigar assembleias que exibem altos graus de aninhamento e o hidroperíodo é um gradiente que atua no estabelecimento desses padrões.
2. A análise de aninhamento detecta o grau com que as assembleias de espécies dos lugares mais pobres em riqueza representam um subconjunto dos locais com assembleias mais ricas. Assembleias aninhadas podem ser geradas por uma série de mecanismos que estão geralmente associados com extinção seletiva e dinâmicas de colonização relacionadas ao hábitat, tais como área, isolamento e qualidade, bem como dinâmicas associadas às características de história natural das espécies.
3. No presente estudo nós analisamos os padrões de aninhamento em assembleias de larvas de anuros e insetos predadores em 30 poças que variaram em função do hidroperíodo localizadas nos Campos Sulinos no sul do Brasil. Nós avaliamos os padrões de aninhamento ao longo do gradiente de hidroperíodo, a contribuição dos locais e das características das espécies para o aninhamento e quais fatores ambientais são importantes para gerar o aninhamento.
4. Nós detectamos que tanto as assembleias de girinos quanto as de insetos foram fortemente aninhadas em relação à riqueza e ao hidroperíodo. O grau de aninhamento de girinos e insetos também foi influenciado pela temperatura da água e a presença de peixes predadores influenciou o aninhamento dos girinos. O impacto da presença dos peixes predadores nas poças foi considerado fraco, sendo a pressão exercida pela predação menos importante do que o risco de dessecação das poças.
5. Podemos afirmar que o hidroperíodo gerou assembleias aninhadas e que este é um dos fatores mais importante na estruturação de poças dos Campos Sulinos.

Palavras-chave: girinos, insetos aquáticos, peixes predadores, heterogeneidade, fatores ambientais.

Introduction

Environmental gradients can affect species distribution patterns in a plethora of ways (Werner & McPeck, 1994; Wellborn, Skelly & Werner, 1996; Snodgrass *et al.*, 2000), and the study of such processes may facilitate the understanding of local determinism in regulation of diversity (Ricklefs, 2004). In this sense, hydroperiod (i.e., the expected time that a pond will retain water in the course of a year) is an important gradient in lentic habitats, which can be defined as a physical condition of the environment that influences directly and indirectly abiotic and biotic interactions (Wilbur, 1987; Wellborn *et al.*, 1996; Van Buskirk, 2003). Changes promoted by hydroperiod gradients may be analyzed in wetlands since these systems are easily delineated in space and may act as habitat islands (Hecnar & M'Closkey, 1997; De Meester *et al.*, 2005; Céréghino *et al.*, 2008).

Hydroperiod of lentic freshwaters can range from a few days to years, and aquatic assemblages are notoriously influenced by these variations (Wellborn *et al.*, 1996; Baber *et al.*, 2004; Werner *et al.*, 2007). In habitats with short hydroperiods, desiccation stress tends to exert a dominant influence on community structure (Wellborn *et al.*, 1996). On the other hand, prolonged hydroperiods allow organisms with longer aquatic phases to complete their life cycles and also provide better conditions for colonization and succession (Schneider & Frost, 1996; Kiflawi, Eitam & Blaustein, 2003). However, in an intermediate situation, in lentic freshwater habitats that dry regularly, the main force acting on the communities is the pressure that invertebrates predators exert on prey such as amphibians larvae (Wellborn *et al.*, 1996; Baber *et al.*, 2004; Brönmark & Hansson, 2005; De Marco & Vianna, 2005). Finally, in permanent ponds, the presence of larger predators, such as fishes, can be the main structuring agent of assemblages (Heyer, Mcdiarmid & Weigmann, 1975; McPeck, 1990).

Predators and prey are often engaged in spatial interactions and trade-offs, where predators need to find their prey, and prey in turn need to find food and avoid predators at the same time (e.g. van Baalen & Sabelis, 1999; Quinn & Cresswell, 2004; Fraker & Luttbeg, 2012). In anurans, predation has been recognized as a key factor regulating tadpole mortality and the presence of predators has been suggested as a limiting factor in pond use by many anurans (Heyer *et al.*, 1975; Alford, 1999; Kopp, Wachlevski & Eterovick, 2006; Kopp & Eterovick, 2006). Tadpoles are vulnerable to a wide range of invertebrate and vertebrate predators, mainly beetles, hemipteran adult, odonate naiads and fishes (e.g. Werner & McPeck, 1994; Alford, 1999; Jara, 2008), and their vulnerability can affect tadpole behavior,

body size, coloration, genotype, habitat preferences, and palatability (Alford, 1999; Takahara *et al.*, 2012).

Generally, freshwater systems tend to express high degree of nestedness in species composition, mainly in wetland habitats, and the habitats distribution in patches of these systems may favor this pattern (Hecnar & M'Closkey, 1997; McAbendroth *et al.*, 2005). In general, it could be assumed that factors such as area, isolation and habitat heterogeneity should drive nesting patterns on a local scale (Wright *et al.*, 1998; Heino, 2001, 2011). For example, Hecnar and M'Closkey (1997) found nested patterns for amphibian in ponds and the degree of nesting differed between regions and sub-regions showing a spatial variation in habitats. Furthermore, their results suggest that forest fragmentation and introduction of predatory fishes have contributed to the pattern of nestedness. Baber *et al.* (2004) observed that the degree of nestedness seemed to be influenced mainly by hydroperiod and size of the wetlands for amphibians, while nesting macroinvertebrates was influenced by the previously mentioned factors, in addition to unknown factors (possibly water temperature). McAbendroth *et al.* (2005) found that macroinvertebrates nesting was mainly driven by habitat size, habitat characteristics and isolation of wetland. Thus, it seems that the nestedness in freshwater systems is mainly driven by area and characteristics of habitats (Heino 2011).

Nestedness measures the degree to which species assemblages at lower richness sites are subsets of those at higher richness localities (Patterson & Atmar, 1986; Atmar & Patterson, 1993; Ulrich, Almeida-Neto & Gotelli, 2009). In highly nested assemblages, rare species tend to occur only in the most diverse assemblages, whereas the most common species tend to occur in most, if not all, assemblages (Soininen & K  ng  s, 2012). Nestedness can be generated by a number of mechanisms, usually associated with selective extinction and colonization dynamics related to area, isolation, habitat quality, passive sampling, and selective environmental tolerances (Worthen, 1996; Wright *et al.*, 1998; Ulrich *et al.*, 2009).

Where significant nesting does exist, species that conform to the overall assemblage nestedness pattern can be differentiated from taxa which depart from nestedness (idiosyncratic taxa), which occur more frequently than one would predict in species poor sites or occur less frequently than expected in species rich sites, reducing the value of matrix nestedness (Atmar & Patterson, 1993). Idiosyncratic species tend to have broader ecological tolerances, greater dispersal ability and wider regional occupancy than nested species, suggesting that nested species and idiosyncratic species will respond differently to the environmental factor(s) that determine nested subset patterns (McAbendroth *et al.*, 2005).

Therefore, taking into account the nestedness as an important assembly factor for

biological communities, the overarching aim of this study is to explore nestedness of freshwater wetlands in assemblages of amphibian larvae and predatory insects. Therefore, we assess the degree of nestedness of these two groups, and in case of positive nestedness, we perform the following questions: (i) how do patterns of nestedness vary through time and among the seasonal hydroperiod gradient?; (ii) how is the nestedness among sites (i.e., taxa composition) structured in comparison to nestedness among taxa (i.e., taxa incidence)?; and (iii) what are the important environmental features underlying the observed nestedness patterns?

Material and methods

Study area

Our study was performed in natural grasslands (Campos Sulinos) areas, a natural phytophysiology of the Araucaria forest system, within the Atlantic forest of southern Brazil (Castella & Britez, 2004; Maack, 2012). We sampled ponds in two regions of subtropical Atlantic rainforest on the border between the states of Paraná and Santa Catarina. Due to the distance about 17 km between two sets of sample points, we split the study area in two regions to perform analyzes in a comprehensive manner (Fig. 1): Region 1 (R1): is composed by private localities (26°24'S; 51°22'W) covering around 3700 ha in the municipality of General Carneiro with forest matrix; Region 2 (R2): comprise private localities (26°31'S; 51°38'W) mostly inserted into the conservation unit Refúgio de Vida Silvestre dos Campos de Palmas (RVSCP) covering about 118,800 ha in the municipality of Palmas with typical formations of natural grasslands with sparse associated forest. The climate of the study area is mesothermal subtropical humid (Cfb - Köppen, 1948), with no dry season in mild summer, and severe and frequent frosts in colder months (Köppen, 1948; IAPAR, 2011).

The Campos Sulinos formations are typical ecosystems of southern Brazil, originating from a cold and dry climate that characterized the region well before the natural expansion of forest formations after half of the Holocene (Behling *et al.*, 2009). The typical vegetation of these environments is considered pioneer and persists in this ecosystem for thousands of years (Bond & Parr, 2010), being characterized by a landscape consisting primarily of grassland and areas associated with fragments of Araucaria forest forming mosaics (Pillar & Vélez, 2010). The physiognomy of Araucaria forest is one of the most endangered of Brazil (Castella & Britez, 2004) and as well as the Campos Sulinos, occupied original large extent areas in the south region (Maack, 2012). Currently the Araucaria forest and Campos Sulinos are

uncharacterized and threatened primarily by human activities, such as monoculture, extensive planting and fire (Roderjan *et al.*, 2002; Overbeck *et al.*, 2007).

Sampling surveys

We selected 30 ponds in total, namely 17 in R1, and 13 in R2 (Fig. 1) that were sampled once a month from August 2012 to July 2013. The wetlands had average surface areas ranging between 0.007 and 0.38 ha and average depth no more than 0.7 m. We classified ponds according to the hydroperiod gradient, ranging of two and 12 months (Table 1). In order to organize these gradient, we named ponds as follows: permanent (ponds that were not dried during the sampling period, n=11); semi-permanent (ponds that maintained water in 10 or 11 monthly samples, n=6); temporary (ponds that were filled among 6 and 9 samples, n=10); and ephemeral (ponds that maintained water less than 5 months, n=3).

The organisms were sampled by netting in wire mesh (40 x 35 cm, 1 mm mesh) attached to a long cable (~ 1 - 1.5 m), which was being passed randomly through simultaneously by two people during 30 minutes into each pond, from the margin to the central part aiming to cover all available microhabitats, based largely on differences in aquatic plant cover and depth (e.g. Both *et al.*, 2009; Conte, 2010; Vasconcelos *et al.*, 2011). After each pass by netting, the wire mesh was checked and the organisms were collected. This process was repeated for all period of sample per pond.

We preserved amphibian larvae and fishes in 10% buffered formalin and insects in 80% ethanol. After some hours, fishes were transferred to 70% ethanol. Samples were taken to the laboratory for further processing and identification. Identifications were performed to the lowest taxonomic level possible, in general to species (amphibians), genus or family (fishes and insects) with standard literature (e.g. Nieser & Melo, 1997; Costa, Souza & Oldrini, 2004; Rossa-Feres & Nomura, 2006; Segura, Valente-Neto & Fonseca-Gessner, 2011, Gonçalves, unpubl. data).

In order to determine whether pond characteristics influenced nestedness, we measured a range of environmental variables across the ponds, considered to affect tadpoles distribution in neotropics (e.g. Prado *et al.*, 2009; Vasconcelos *et al.*, 2011; Both *et al.*, 2011; Provete *et al.*, 2014). The environmental variables analyzed included both the physico-chemical characteristics of the water (pH and temperature using a Horiba U-10 multiparameter water quality) and following habitat descriptors namely: water surface area (we measured the width and length of ponds and the area was calculated by the ellipse formula: $A = r1 \times r2 \times \pi$), water depth (with a graduated pole at predetermined point in the

deepest spot in the pond), percentage of vegetation coverage on the water surface (estimated visually dividing the water surface in quadrants and estimating the percentage of surface covered by vegetation), number of types of vegetation inside ponds (counted visually, varying from 0 % to 100 %).

Data analyzes

To minimize the bias of terrestrial predators that were accidentally sampled (e.g. spiders), we analyzed only taxa that occur exclusively in the aquatic environment, and we consider as predators, invertebrates and fishes that are known to exert this behavior, such as larvae of Coleoptera (e.g. Alford, 1999; Manteifel & Reshetnikov, 2002), Odonata (e.g. Werner & McPeck, 1994; Alford, 1999; Jara, 2008), aquatic Hemiptera (e.g. Alford, 1999; Kopp *et al.*, 2006) and carnivorous fishes (e.g. *Astyanax* sp. and *Hoplias* sp.) (e.g. D’Heursel & Haddad, 1999; Peltzer & Lajmanovich, 2007; Scarabotti, López & Ghirardi, 2007).

For nestedness analyzes, presence-absence matrices were first constructed with columns and rows corresponding to ponds and taxa, respectively. We quantified the pattern of nestedness with the metric based on overlap and decreasing fill (NODF) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). This metric was chosen to test for nestedness independently among columns (community composition) and rows (species occupancy). To determine how the nestedness among sites is structured in comparison to nestedness among taxa, we measured column nestedness (NODFc) to assess whether amphibians and insects assemblages were nested among pond groups, while we measured row nestedness (NODFr) to determine whether the rarest species were present on ponds that also had the most common (widespread) species.

NODF is dependent on the arrangement of columns and rows, which allows hypotheses about the causes of nestedness to be tested by ordering columns and rows according to criteria representing different hypotheses (Almeida-Neto *et al.*, 2008; Ulrich *et al.*, 2009). To test how do patterns of nestedness vary through time and among the hydroperiod gradient, we arranged ponds according to species richness and hydroperiod, but consistently keeping species ordered from the most widespread to the least common. We tested nestedness separately for amphibian larvae and predatory insects. This analysis produces NODF scores, which range from 0 to 100, and increase as nestedness increases. The significance of NODF values was assessed against 1000 randomizations using the fixed row totals, equiprobable column totals (FE) null model. This model was chosen because it is the most appropriate for analyzing sample lists and has a low Type I error rate (Gotelli, 2000; Ulrich *et al.*, 2009). The Fortran program NODF version 2.0 (Almeida-Neto & Ulrich, 2011)

was used to calculate all NODF values. To detect idiosyncratic taxa we calculated NODF for each taxon (matrices ordered by richness), and considered as idiosyncratic those taxa whose NODF values were lower than the value of the original matrix (Atmar & Patterson, 1993).

To test which environmental features underlying the observed nestedness patterns, we considered the nestedness contribution of each pond (DeltaSiC), that was obtained by subtracting the NODF value of the matrix without the pond from the NODF of the entire matrix (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). We calculated these values from the matrix ordered by richness, although they were very similar to those found when ordered by hydroperiod. In order to assess what ponds were associated with their nestedness contribution, we constructed generalized linear models (GLM) using DeltaSiC as the dependent variable and different pond characteristics as predictors (e.g. Traveset et al., 2014). We used eight predictors (Table 1): hydroperiod, pond area, pond depth, pH, water temperature, types of vegetation, percentage of vegetation, and presence or absence of predatory fishes. Data on the nestedness contribution were tested, and we assumed a Gaussian distribution in all models (McCullagh & Nelder, 1989). We assessed multicollinearity of explanatory variables by generalized variance inflation factors (VIF), and variables with VIF values > 10 (hydroperiod) were considered collinear (Hair *et al.*, 2009).

The selection of models was performed by backward method, starting with the most complex model. Sequentially, the less explanatory variables for the prediction of the response variable were removed from the models using Likelihood Ratio Tests (LRT) assuming an approximate χ^2 distribution, until no variable could be removed without significant loss of explanation ($p < 0.05$) (Wolfe & Gould, 1998; Quinn & Keough, 2002). The best model was the one that contained only variables whose contribution was significant in explaining the variance of data. We compared and ranked best-fitting models using Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc) (Burnham, Anderson & Huyvaert, 2010). AICc weights (w_{AICc}) provided relative weight of any particular model, which varied from 0 (no support) to 1 (complete support) relative to the entire model set (Burnham & Anderson, 2002). Model fit was assessed using percentage deviance explained (% DE). The above analyzes were performed in R statistical software, version 3.0.3 (R Core Team, 2014) and packages *car*, *vegan* and *bbmle* (Fox & Weisberg, 2011; Oksanen *et al.*, 2013; Bolker, 2014). In order to show the relationship of taxa occurrence and wetlands, we built a network of interactions using in the bipartite package 1.17 of R (Dormann, Gruber & Fruend, 2008).

Results

We recorded more than 20 amphibian species, and a total of 33 morphotypes of predatory insects, belonging to orders Coleoptera, Hemiptera and Odonata (Table 2). We cannot distinguish species called here *Scinax* spp. and *Rhinella* spp., and for this reason, we consider that there are at least two species represented by each taxon. Assemblages at wetlands with permanent hydroperiods included more than 20 amphibian and 28 insect taxa, semi-permanent habitats included more than 16 amphibians and 25 insects, temporary wetlands included at least 15 amphibians and 29 insects, and ephemeral ponds included at least four amphibians and 9 insects (Table 2 and Fig. 2). At least two amphibian species (*Rhinella* spp. and *Pseudis cardosoi*) and three insects (Dytiscidae -Dy03, *Lethocerus* sp. and *Curicta* sp.) were registered exclusively in permanent ponds. One amphibian species (*Hypsiboas leptolineatus*), two Hydrophilidae beetles (Hy04 and Hy05) and one Hemiptera (Gelastocoridae) occurred exclusively in temporary ponds, whereas no taxa occurred exclusively in semi-permanent and ephemeral habitats. Predatory fishes belong to the genera *Astyanax* sp. and *Hoplias* sp. were recorded in only five wetlands (four permanent and one semi-permanent; Table 1).

Nestedness scores calculated for nestedness metrics NODF and FE null model were significant ($p < 0.001$) (Table 3). The degrees of nestedness were high for amphibian (NODF > 63) and insect (NODF > 68) assemblages in both ordering criteria (Table 03). Regardless of how matrices were ordered, NODF (total) scores were greater for insects than for amphibians (Table 03).

The degrees of nestedness for amphibians and insects were the same for matrices ordered by richness and hydroperiod. For both, amphibians and insects, NODFc were higher than NODFr (Table 3).

Seventeen amphibian species (~ 80 %) and 18 insects (~ 64 %) were idiosyncratic in their distribution, showing values of NODF lower than the NODF calculated from original matrices (Table 2).

According to GLMs tests, based on the nestedness contribution of each pond (DeltaSiC), the best model for tadpoles includes temperature and presence/absence of fishes as important factors in nestedness (Table 4). For insects, the top ranked model includes only temperature as the most important parameter.

Discussion

The high degree of nestedness in assemblages of tadpoles and insects detected in our study is in line with some previous studies of lentic freshwater assemblages (e.g. Baber *et al.*, 2004; McAbendroth *et al.*, 2005; Werner *et al.*, 2007; Florencio *et al.*, 2011), but this pattern can vary independently. Urban (2004), for example, did not detect nestedness in the freshwater assemblages with respect to pond permanence. Moreira and Maltchik (2012) did not observe significant nestedness in anuran assemblages when all ponds (permanent and temporary) were jointly analyzed. However, in the same study, when ponds with distinct hydroperiod were separated, the nestedness obtained was high in temporary ponds and not significant in permanent ponds. Nestedness patterns have often been related to abiotic characteristics of the environments, such as area, degree of connectivity, fragmentation and durability (e.g. Hecnar & M'Closkey, 1997; Werner *et al.*, 2007; Almeida-Neto *et al.*, 2008).

Nestedness can be considered as a measure of the degree of habitat stability for assemblages (Atmar & Patterson, 1993), and our results indicate that the hydroperiod of ponds establishes stable environments, since 90 % of ponds were full of water for more than six months during a year. Ephemeral and short time duration ponds are expected to exhibit lower nestedness, since only species adapted to sudden drying can live in these places (Schneider & Frost, 1996; Kiflawi *et al.*, 2003). Thus, assemblages in these ponds become sub-sets of species present in more permanent wetlands with higher species richness. On the other hand, environments with longer hydroperiods are stable, facilitating the permanent occupancy by more species with sensitive and complex life cycles (Wellborn *et al.*, 1996; Brönmark & Hansson, 2005). Compared with temporary and ephemeral ponds, permanent and semi-permanent wetlands were deeper, larger, and typically had higher diversity of plants and a higher proportion of emergent vegetation. Thus, these environments may support greater amount of predators (Heyer *et al.*, 1975; McPeck, 1990). Moreover, ponds with more complex habitats provide higher number of refuges for tadpoles to avoid predators (Babbitt, 2005; Kopp *et al.*, 2006). So, this pattern of aggregation can be due to the accumulation of species with traits that can achieve positive fitness along the predation pressures. The high degree of nestedness in amphibians and predatory insects species composition showed that both are using available environments in the same way. Wetlands with high structural diversity should support higher species richness of amphibians and macroinvertebrates than wetlands with less complex structure (Baber *et al.*, 2004).

Nested assemblages imply that a high proportion of taxa may be found in most of the ponds, with the exception of those species which are idiosyncratic. The high degree of

nestedness found contrasts with the high proportion of idiosyncratic amphibian and insects (80 % and 64 %, respectively). Other studies (e.g. Florencio *et al.*, 2011; Soininen & Kõngäs, 2012) also detected high proportions of idiosyncratic taxa amongst nested assemblages and they suggest that a good dispersal rates and high connectivity amongst sites, as well as high environmental variability are the major driver of nestedness. Spatial distribution of tadpoles in the environments is determined in the first instance by the choice of breeding sites of adult frogs (Marsh & Trenham, 2001; Wells, 2007). Because of this, it is expected that species in general use the nearest aquatic environments for reproduction of their habitats in the forest matrix (Becker *et al.*, 2009). The literature contains many studies explaining the poor dispersal ability of some amphibian species as being a consequence of their physiological and behavioral limitations (i.e., dependence of the aquatic environment, temperature sensitivity, fidelity to breeding sites), as well as some species with good migration abilities (Smith & Green, 2005). We sampled pond in grasslands areas that showed different distances from forest fragments and affirmations about species dispersal ability are difficult, since there are no studies that provide information to these regions. The same situation can be seen for the larvae of the insects analyzed, since that adults in general have good migration capacity, especially species that fly (Heino, Mykrä & Muotka, 2009; Silva, De Marco & Resende, 2010).

Water temperature was significantly associated with the nested pattern for both groups, and this factor has been recognized as important in assemblages of amphibians (e.g. Both *et al.*, 2009) and invertebrates (e.g. Baber *et al.*, 2004). Temperature influences the patterns of activity of organisms, such as growth and development, the metabolic rates and the time of metamorphosis (Wellborn *et al.*, 1996; Ultsch, Bradford & Freda, 1999; Skelly, Freidenburg & Kiesecker, 2002). In our study, mean water temperature did not show a large variation, being a stable factor that should increase the nestedness.

Predatory fishes are known to have a profound influence on species richness and composition of amphibians in temperate region (Snodgrass *et al.*, 2000; Baber & Babbitt, 2004), and tadpoles can show different foraging strategies in order to avoid predators and unpalatability (Alford, 1999). The presence of fishes was a factor that contributes to the nestedness of amphibians in our study and this implies that in this system, the presence of predatory fishes had minor impact on the assemblages, especially when compared to desiccation stress. Baber *et al.* (2004) observed the same patterns, where amphibians and macroinvertebrates assemblages were influenced primarily by desiccation risk. In contrast, numerous studies have demonstrated a negative correlation between the presence of predatory

fishes and species richness of amphibians (Heyer *et al.*, 1975; Hecnar & M'Closkey, 1997). Differences in the effect of predatory fishes on species richness of amphibians among regions may depend largely on the composition of predator and prey species (Hecnar & M'Closkey, 1997). In fact, few studies have been developed in the Neotropical region to assess the true fish pressure on tadpoles (D'Heursel & Haddad, 1999; Peltzer & Lajmanovich, 2007; Scarabotti *et al.*, 2007). In relation to predator insects, predation was not an important factor, since both assemblages of amphibians and insects showed a high degree of nestedness. Furthermore, permanent wetlands in our study system typically support high levels of habitat complexity, which may mediate the impacts of predators (fishes or insects) on some species of amphibians (Hecnar & M'Closkey, 1997; Baber & Babbitt, 2004; Kopp *et al.*, 2006). Interaction between physical and biological processes along the hydroperiod gradient typically produces distinct assemblages determined largely by hydroperiod length and predator composition (Wellborn *et al.*, 1996).

We found high degree of nestedness both from amphibian and insects and the importance of sites was higher than traits of species to these patterns. The nestedness indices were the same when matrices were built by species richness and hydroperiod. This implies that ponds more perennial have more species and, in the same way, that hydroperiod influences the structuring of assemblages. Ponds with longer hydroperiods can generate habitats with higher structural diversity, and these systems should support higher species richness of both predators and prey than temporary wetlands. The presence of fishes was important to nestedness for amphibian and we can assume that the pressure of predation was less important than desiccation risk. Water temperature was important both from amphibian and insects assemblages and this pattern can be related with the influences of temperature on activity of organisms. Thus, based on observed patterns, we can affirm that hydroperiod generated nested assemblages and it was one of the most important factor structuring of ponds studied on grasslands of southern Brazil.

Acknowledgements

We thank W.T. Suzuki, A. Silveira, C.M Mello, J.S. Pinto, P.C. Ferreira, R. Matos and D.S. Gonçalves for help in field and/or laboratory activities. We also thank S. Freitas, Pizzatto Industries and the rural owners who permitted access to ponds. AKCO thank to CNPq (141681/2011-0) and CAPES (99999.014064/2013-08) for subsidy. ISO is grateful to CNPq (161812/2011-2) and CAPES (3855/13- 9) for subsidy. DCRF thank to CNPq for research

fellowship (n° 303522/2013-5) and to SISBIOTA Project (Fapesp: n° 2010/52321-7 and CNPq: n° 563075/2010-4) to financial support. CEC thanks CAPES (PRODOC n° 18-32/2010).

References

- Alford R.A. (1999) Ecology. Resource use, competition and predation. In: *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. (Eds R. McDiarmid & R.W. Altig), pp. 240–278. The University of Chicago Press, Chicago.
- Almeida-Neto M., Guimarães P., Guimarães Jr P.R., Loyola R. D. & Ulrich W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227–1239.
- Almeida-Neto M. & Ulrich W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, **26**, 173–178.
- Atmar W. & Patterson B.D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, **96**, 373–382.
- Babbitt K.J. (2005) The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management*, **13**, 269–279.
- Baber M.J. & Babbitt K.J. (2004) Influence of habitat complexity on predator-prey interactions between the fish (*Gambusia holbrooki*) and tadpoles of *Hyla squirella* and *Gastrophryne carolinensis*. *Copeia*, **2004**, 173–177.
- Baber M.J., Fleishman E., Babbitt K.J. & Tarr T.L. (2004) The relationship between wetland hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory macroinvertebrates. *Oikos*, **107**, 16–27.
- Becker C.G., Fonseca C.R., Haddad C.F.B. & Prado P.I. (2009) Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology*, **24**, 287–94.
- Behling H., Jeske-Pieruschka V., Schüler L. & Pillar V.D. (2009) Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. (Eds V.D. Pillar, S.C. Müller, Z.M.S. Castilhos & A.V.V. Jacques), pp. 13–25. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bolker B. (2014) *Tools for general maximum likelihood estimation. Version 1.0.17*. R Development Core Team.
- Bond W.J. & Parr C.L. (2010) Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of grassy biomes. *Biological Conservation*, **143**, 2395–2404.
- Both C., Cechin S.Z., Melo A.S. & Hartz S.M. (2011) What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? *Austral Ecology*, **36**, 530–536.

- Both C., Solé M., Santos T.G. & Cechin S.Z. (2009) The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*, **624**, 125–138.
- Brönmark C. & Hansson L.-A. (2005) *The biology of lakes and ponds*, 2 ed. Oxford University Press, New York.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2 ed. Springer-Verlag, New York.
- Burnham K.P., Anderson D.R. & Huyvaert K.P. (2010) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 23–35.
- Castella P.R. & Brites R.M. (2004) *A Floresta com Araucária no Paraná*. Ministério do Meio Ambiente - MMA, Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Brasília.
- Céréghino R., Biggs J., Oertli B. & Declerck S. (2008) The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia*, **597**, 1–6.
- Conte C.E. (2010) *Diversidade de anfíbios da Floresta com Araucária*. PhD Thesis, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto.
- Costa J.M., Souza L.O.I. & Oldrini B.B. (2004) Chave para identificação das famílias e gêneros das larvas conhecidas de Odonata do Brasil: comentários e registros bibliográficos (Insecta, Odonata). *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, **99**, 3–42.
- De Marco P. & Vianna D.M. (2005) Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil – subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana*, **6**, 13–26.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., *et al.* (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15**, 715–725.
- D’Heursel A. & Haddad C.F.B. (1999) Unpalatability of *Hyla semilineata* tadpoles (Anura) to captive and free-ranging vertebrate predators. *Ethology, Ecology and Evolution*, **11**, 339–348.
- Dormann C.F., Gruber B. & Fruend J. (2008) Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R news*, **8**, 8–11.
- Florencio M., Díaz-Paniagua C., Serrano L. & Bilton D.T. (2011) Spatio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network with a wide hydroperiod range. *Oecologia*, **166**, 469–83.
- Fox J. & Weisberg S. (2011) *An R companion to applied regression*, 2 ed. Sage Publications, Thousand Oaks.
- Fraker M.E. & Luttbeg B. (2012) Predator–prey space use and the spatial distribution of predation events. *Behaviour*, **149**, 555–574.

- Gotelli N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606–2621.
- Hair J.F., Black B., Babin B., Anderson R.E. & Tatham R.L. (2009) *Análise Multivariada de Dados*. Artmed, São Paulo.
- Hecnar S.J. & M'Closkey R.T. (1997) Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos*, **80**, 371–381.
- Heino J. (2001) Regional gradient analysis of freshwater biota: do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups? *Journal of Biogeography*, **28**, 69–76.
- Heino J. (2011) A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology*, **56**, 1703–1722.
- Heino J., Mykrä H. & Muotka T. (2009) Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. *Diversity and Distributions*, **15**, 198–206.
- Heyer W.R., McDiarmid R.W. & Weigmann D.L. (1975) Tadpoles, predation and pond habitats in the Tropics. *Biotropica*, **7**, 100–111.
- IAPAR (2011) IAPAR – Instituto Agrônômico do Paraná. Cartas Climáticas do Paraná.
- Jara F.G. (2008) Tadpole–odonate larvae interactions: influence of body size and diel rhythm. *Aquatic Ecology*, **42**, 503–509.
- Kiflawi M., Eitam A. & Blaustein L. (2003) The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 447–452.
- Kopp K. & Eterovick P.C. (2006) Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, **40**, 1813–1830.
- Kopp K., Wachlewski M. & Eterovick P.C. (2006) Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 136–140.
- Köppen W. (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Maack V. (2012) *Geografia física do Estado do Paraná*, 4 ed. Livraria José Olympio, Rio de Janeiro.
- Manteifel Y.B. & Reshetnikov A.N. (2002) Avoidance of noxious tadpole prey by fish and invertebrate predators: adaptivity of a chemical defence may depend on predator feeding habits. *Archiv für Hydrobiologie*, **153**, 657–668.
- Marsh D.M. & Trenham P.C. (2001) Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology*, **15**, 40–49.

- McAbendroth L., Foggo A., Rundle S.D. & Bilton D.T. (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 41–49.
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1989) *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall, London.
- McPeck M.A. (1990) Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology*, **71**, 83–98.
- Moreira L.F.B. & Maltchik L. (2012) Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia*, **33**, 261–271.
- Nieser N. & Melo A.L. (1997) *Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais: guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha*. UFMG, Belo Horizonte.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., *et al.* (2013) *Community ecology package. Version 2.0-10*. R Development Core Team.
- Overbeck G.E., Müller S.C., Fidelis A., Pfadenhauer J., Pillar V.D., Blanco C.C., *et al.* (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 101–116.
- Patterson B.D. & Atmar W. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**, 65–82.
- Peltzer P.M. & Lajmanovich R.C. (2007) Amphibians. In: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds M.H. Irondo, J.C. Paggi & M.J. Parma), pp. 327–340. Springer, Berlin.
- Pillar V.P. & Vélez E. (2010) Extinção dos Campos Sulinos em Unidades de Conservação: um Fenômeno Natural ou um Problema ético? *Natureza & Conservação*, **08**, 84–86.
- Prado V.H.M., Fonseca M.G., Almeida F.V.R., Necchi Jr O. & Rossa-Feres D.C. (2009) Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology*, **4**, 275–285.
- Provete D.B., Gonçalves-Souza T., Garey M. V., Martins I.A. & Rossa-Feres D. de C. (2014) Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia*, **734**, 69–79.
- Quinn J.L. & Cresswell W. (2004) Predator hunting behaviour and prey vulnerability. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 143–154.
- Quinn G.P. & Keough M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York.
- R Core Team (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ricklefs R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Roderjan C.V., Galvão F., Kuniyoshi Y.S. & Hatschbach G.G. (2002) As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná, Brasil. *Ciência & Ambiente*, **24**, 75–92.
- Rossa-Feres D.C. & Nomura F. (2006) Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, **6**, 1–26.
- Scarabotti P.A., López J.A. & Ghirardi R. (2007) Behavioral responses of *Odontophrynus americanus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae) to fish chemical cues. *Cuadernos de Herpetología*, **21**, 45–52.
- Schneider D.W. & Frost T.M. (1996) Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 64–86.
- Segura M.O., Valente-Neto F. & Fonseca-Gessner A.A. (2011) Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, **11**, 393–412.
- Silva D.P., De Marco P. & Resende D.C. (2010) Adult odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: a case study. *Ecological Indicators*, **10**, 744–752.
- Skelly D.K., Freidenburg L.K. & Kiesecker J.M. (2002) Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology*, **83**, 983–992.
- Smith M. A. & Green D.M. (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, **28**, 110–128.
- Snodgrass J.W., Komoroski M.J., Bryan Jr A.L. & Burger J. (2000) Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology*, **14**, 414–419.
- Soininen J. & Köngäs P. (2012) Analysis of nestedness in freshwater assemblages - patterns across species and trophic levels. *Freshwater Science*, **31**, 1145–1155.
- Takahara T., Kohmatsu Y., Maruyama A., Doi H., Yamanaka H. & Yamaoka R. (2012) Inducible defense behavior of an anuran tadpole: cue-detection range and cue types used against predator. *Behavioral Ecology*, **23**, 863–868.
- Traveset A., Kueffer C. & Daehler C.C. (2014) Global and regional nested patterns of non-native invasive floras on tropical islands. *Journal of Biogeography*, **41**, 823–832.
- Ulrich W., Almeida-Neto M. & Gotelli N.J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, **118**, 3–17.

Ultsch G.R., Bradford D.F. & Freda J. (1999) Physiology coping with the environment. In: *Tadpole: The Biology of Anuran Larvae*. (Eds R.W. McDiarmid & R. Altig), pp. 202–210. University of Chicago Press, Chicago.

Urban M.C. (2004) Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*, **85**, 2971–2978.

Van Baalen M. & Sabelis M.W. (1999) Nonequilibrium population dynamics of “ideal and free” prey and predators. *The American Naturalist*, **154**, 69–88.

Van Buskirk J. (2003) Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions*, **9**, 399–410.

Vasconcelos T.S., Santos T.G., Rossa-Feres D.C. & Haddad C.F.B. (2011) Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*, **673**, 93–104.

Wellborn G.A., Skelly D.K. & Werner E.E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 337–363.

Wells K.D. (2007) *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Werner E.E. & McPeck M.A. (1994) Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology*, **75**, 1368–1382.

Werner E.E., Skelly D.K., Relyea R.A. & Yurewicz K.L. (2007) Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos*, **116**, 1697–1712.

Wilbur H.M. (1987) Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, **68**, 1437–1452.

Wolfe R. & Gould W. (1998) An approximate likelihood-ratio test for ordinal response models. *Stata Technical Bulletin*, **7**, 24–27.

Worthen W.B. (1996) Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos*, **76**, 417–426.

Wright D.H., Patterson B.D., Mikkelsen G.M., Cutler A. & Atmar W. (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**, 1–20.

Tables

Table 1. Ponds sampled in Southern Brazil from August 2012 to July 2013, where (-) indicates absence, and (+) indicates presence. Acronyms of ponds: P) permanent ponds; S) semi-permanent ponds; T) temporary ponds; and E) ephemeral ponds. Descriptors: HY) hydroperiod; AR) area; DE) depth; VP) vegetation percentage; VT) vegetation types; pH) potential hydrogen; and TE) water temperature.

Ponds	HY	AR (ha)	DE (cm)	VP (%)	VT	pH	TE (°C)	Fish
P01	12	0.13	57.88	48.33	3	6.06	19.04	-
P02	12	0.23	71.25	36.25	3	6.39	18.31	+
P03	12	0.02	53.58	52.92	4	6.53	17.35	+
P04	12	0.05	54.08	7.42	2	6.85	20.55	+
P05	12	0.12	50.90	72.75	3	5.39	19.07	-
P06	12	0.07	49.88	78.25	4	6.37	20.39	-
P07	12	0.04	64.25	16.67	3	6.57	20.76	+
P08	12	0.33	58.13	87.50	3	5.78	17.41	-
P09	12	0.09	40.42	55.42	3	6.49	18.23	-
P10	12	0.25	61.96	70.92	1	6.25	19.32	-
P11	12	0.14	47.17	52.92	4	6.00	17.51	-
S01	10	0.01	72.00	10.90	2	6.17	16.60	-
S02	10	0.05	32.70	41.00	3	5.62	19.00	+
S03	10	0.1	42.00	35.20	1	6.44	17.10	-
S04	9	0.23	33.40	64.30	2	6.53	22.05	-
S05	11	0.38	46.73	66.00	3	10.30	20.68	-
S06	10	0.09	62.95	76.30	3	6.40	18.06	-
T01	9	0.09	36.33	92.67	3	6.14	19.56	-
T02	7	0.01	27.86	41.43	3	6.01	17.96	-
T03	8	0.12	55.50	38.75	2	5.60	16.56	-
T04	7	0.03	29.14	32.86	3	5.75	16.23	-
T05	7	0.03	46.43	91.43	2	6.09	14.90	-
T06	7	0.01	53.14	90.57	3	6.66	15.66	-
T07	6	0.06	32.17	30.17	1	7.60	15.25	-
T08	7	0.04	30.36	99.00	3	5.81	16.39	-
T09	7	0.02	19.14	29.29	2	6.62	21.07	-
T10	6	0.06	51.17	95.83	3	5.73	16.90	-
E01	5	0.04	18.40	16.00	1	5.68	18.30	-
E02	2	0.01	30.00	10.00	3	6.08	14.05	-
E03	4	0.02	31.75	17.50	2	5.82	16.83	-

Table 2. Taxa of amphibian and predatory insects recorded in Southern Brazil, where (+) indicates presence (-) indicates data not available, NODF is nestedness values (idiosyncratic species are in bold). Ponds according hydroperiod: P) permanent pond; S) semi-permanent pond; T) temporary pond; E) ephemeral pond.

Acronym	Taxa	P	S	T	E	NODF
	Anura					
	Bufonidae					
Rhin	<i>Rhinella</i> spp.	+				62.713
	Odontophrynidae					
Oame	<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+	+	+	63.189
	Hylidae					
Dmin	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	+	+	+		63.529
Dsan	<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	+	+			62.389
Hbis	<i>Hypsiboas bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	+	+	+		62.366
Hfab	<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	+		+		62.687
Hlep	<i>Hypsiboas leptolineatus</i> (Braun and Braun, 1977)			+		64.110
Hpra	<i>Hypsiboas prasinus</i> (Burmeister, 1856)	+	+			62.443
Hpul	<i>Hypsiboas pulchellus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	+	+			63.754
Pcar	<i>Pseudis cardosoi</i> Kwet, 2000	+				63.003
Saro	<i>Scinax aromothyella</i> Faivovich, 2005	+	+	+		63.141
Sfus	<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	+	+			62.868
Sper	<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad and Kasahara, 1995	+	+	+		61.719
Suru	<i>Scinax uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	+	+	+	+	63.487
Scin	<i>Scinax</i> spp.	+	+	+	+	63.404
Ssur	<i>Sphaenorhynchus surdus</i> (Cochran, 1953)	+		+		62.312
	Leptodactylidae					
Llat	<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	+	+	+		62.498
Lpla	<i>Leptodactylus plaumanni</i> Ahl, 1936	+	+	+	+	63.108
Pcuv	<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	+	+	+		63.051
Pgra	<i>Physalaemus</i> sp. (aff. <i>gracilis</i>)	+	+	+		62.205
	Microhylidae					
Ebic	<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	+	+	+		62.756
	Coleoptera					
	Dytiscidae					
Dy01	Morphotype 01	+	+	+	+	67.862
Dy02	Morphotype 02	+	+	+		68.451
Dy03	Morphotype 03	+				67.915
Dy04	Morphotype 04	+	+	+	+	68.591
Dy05	Morphotype 05		+		+	69.808
Dy06	Morphotype 06	+	+	+		68.434
Dy07	Morphotype 07	+	+	+	+	69.681
Dy08	Morphotype 08	+	+	+		68.817
Dy09	Morphotype 09	+	+	+		68.617
Dy10	Morphotype 10	+	+	+	+	69.045
Dy11	Morphotype 11	+		+		68.736
	Hydrophilidae					
Bero	<i>Berosus</i> sp.	+	+	+		67.990
Hy01	Morphotype 01	+	+	+	+	68.907
Hy02	Morphotype 02	+	+	+		68.461
Hy03	Morphotype 03	+		+		68.175
Hy04	Morphotype 04			+		68.304
Hy05	Morphotype 05			+		69.441

continuação

Acronym	Taxa	P	S	T	E	NODF
	Hemiptera					
	Belostomatidae					
Belo	<i>Belostoma</i> sp.	+	+	+	+	68.960
Leth	<i>Lethocerus</i> sp.	+				68.234
Gela	Gelastocoridae			+		69.300
Nauc	Naucoridae	+	+	+		68.381
	Nepidae					
Curi	<i>Curicta</i> sp.	+				69.218
Rana	<i>Ranatra</i> sp.	+	+	+		68.529
	Odonata					
	Aeshnidae					
Limn	<i>Limnetron</i> sp.	+	+	+		68.397
Neur	<i>Neuraeschna</i> sp.	+	+	+	+	68.765
	Coenagrionidae					
Cyan	<i>Cyanallagma</i> sp.	+	+	+		68.598
Enna	<i>Ennalagma</i> sp.	+	+	+		68.484
	Libellulidae					
Anat	<i>Anatya</i> sp.	+	+	+		68.567
Eryh	<i>Erythemis</i> sp.		+	+		68.712
Eryr	<i>Erythrodiplax</i> sp.	+	+	+		68.423
Orth	<i>Orthemis</i> sp.	+	+	+		69.064
Tram	<i>Tramea</i> sp.	+	+	+	+	68.644
	Lestidae					
Lest	<i>Lestes</i> sp.	+	+	+		68.734

Table 3. Nestedness measures for 30 ponds in southern Brazil. Nestedness values calculated (NODF) using nestedness overlap and decreasing fill with a fixed–equiprobable null model (FE). NODFc and NODFr refer to values calculated based on sites and taxa, respectively. Sites is the total of sites occupied for taxa. Occurrence is the total number of taxa presences in each matrix. Fill is the proportion of occupied cells in the matrix. NODF (FE) is the expected value of NODF for matrices based on FE null model.

Matrix organization	NODF	NODFc	NODFr	Sites	Occurrence	Fill	NODF (FE)
Amphibian							
Richness	63.45	64.12	62.07	30	21	0.376	53.18
Hydroperiod	63.45	64.12	62.07	30	21	0.376	53.07
Insects							
Richness	68.63	70.32	67.24	30	33	0.437	59.52
Hydroperiod	68.63	70.32	67.24	30	33	0.437	59.63

* All sites were significantly nested ($P < 0.001$)

Table 4. Best approximating generalized linear models of the nestedness contribution of each pond (DeltaSiC for tadpoles and for insects) in 30 ponds in Southern Brazil. Global model: DeltaSiC (tadpoles or insects) ~ AR + DE + VP + VT + PH + TE + FI with Gaussian distribution, where AR is the area, DE is depth, VP is vegetation percentage, VT is vegetation types, pH is potential hydrogen, TE is temperature, FI is fishes, AICc is Akaike's information criterion corrected for small sample size, $\Delta AICc$ is difference between AICc of the top-ranked and current model, K is number of model parameters, $wAICc$ is AICc weight, % DE is percentage deviance explained by the model, and * represents top ranked model.

Model description	AICc	$\Delta AICc$	K	$wAICc$	%DE
DeltaSiC Tadpoles					
~TE+FI*	70.213	0.0	3	0.5778	13.972
~TE	71.778	1.2	2	0.3148	15.736
~DE+TE+FI	72.770	3.6	5	0.0968	13.316
~AR+DE+VT+TE+FI	75.327	8.5	8	0.0080	11.873
~AR+DE+VP+VT+TE+FI	76.756	11.3	9	0.0021	11.727
~AR+DE+VP+VT+ PH+TE+FI	78.954	14.5	10	<0.001	11.726
~DE+TE+FI	71.549	59	4	<0.001	13.667
DeltaSiC Insects					
~TE*	81.330	0.0	2	0.4360	21.635
~TE+FI	81.273	0.3	3	0.3764	20.201
~PH+TE+FI	82.425	1.9	4	0.1686	19.638
~VT+PH+TE+FI	85.281	6.8	7	0.0145	17.685
~VP+VT+PH+TE+FI	87.168	9.6	8	0.0035	17.618
~DE+VP+VT+PH+TE+FI	89.155	12.7	9	<0.001	17.610
~AR+DE+VP+VT+PH+TE+FI	91.154	15.9	10	<0.001	17.610

Figure legends

Figure 1. Location of 30 ponds studied in two regions of southern Brazil. A) map of Brazil showing the region where the study was conducted; B) area represented by the square showing the border between the states of Paraná and Santa Catarina; C) distribution of ponds sampled in Region 1(R1) and Region 2 (R2) represented by the shaded polygons; the conservation unit (RVSCP) is represented by light grey area; and colors and shapes of symbols are showing ponds and their hydroperiods (yellow square = permanent; red pentagon = semi-permanent; green circle = temporary; and blue triangle = ephemeral).

Figure 2. The network built from the matrix data showing the 30 ponds (right, dark grey rectangles) and taxa of amphibians and insects (left, grey rectangles) examined in this study. The width of the ponds rectangles is proportional to the number of taxa they contained, as well as, the width of the taxa rectangles is proportional to the number of ponds they occupied. Note that ponds are ordered by richness in this network and taxa are divided in amphibian on top and insects on bottom, ordered from the most generalist to the most specialist. Information about acronyms see Table 1 and 2.

Figures

Fig. 1

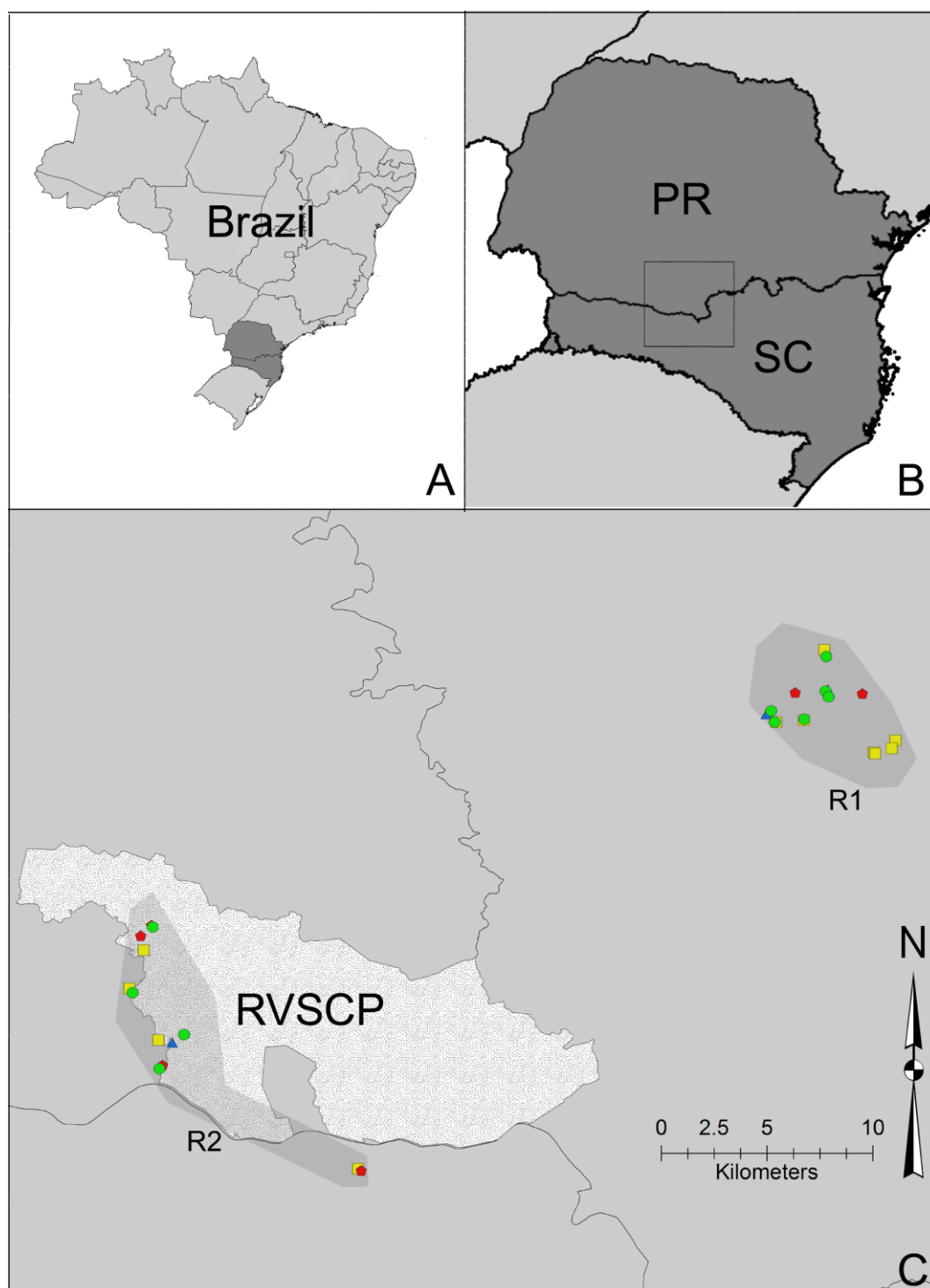
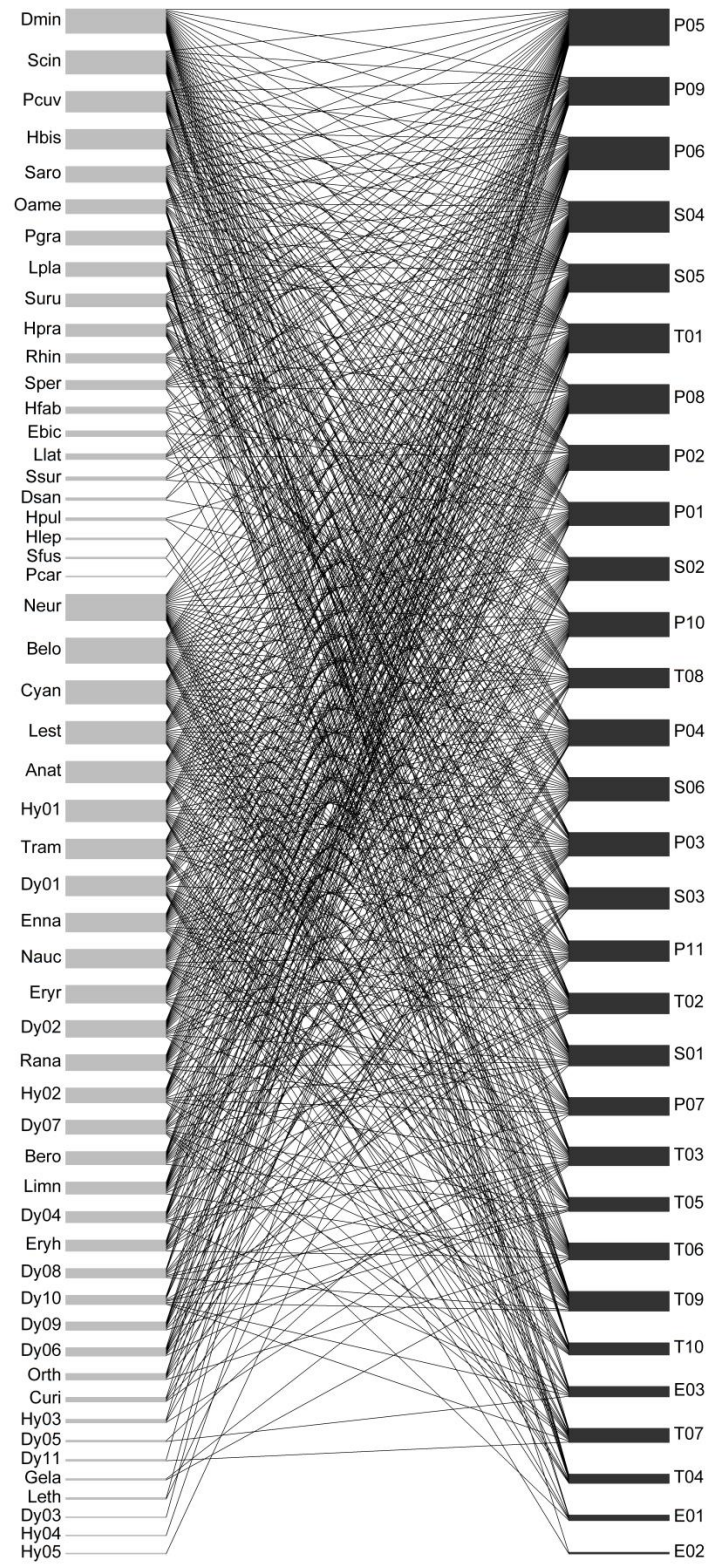


Fig. 2



CAPÍTULO 4

Dieta de girinos e descrição das teias alimentares de poças com variação no hidroperíodo nos Campos Sulinos, sul do Brasil

Adriele Karlokoski Cunha de Oliveira^{1*}, Mariluce Fonseca², Monica Ceneviva Bastos³,
Denise de Cerqueira Rossa-Feres³, Carlos Eduardo Conte^{1, 4}

1 Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, CP 19020, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

2 Universidade Federal do Piauí, Campus Senador Helvídio Nunes de Barros, Rua Cícero Duarte 905, CEP 64600-000, Picos, Piauí, Brasil.

3 Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rua Cristóvão Colombo, 2265, Jardim Nazareth, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.

4 Instituto Neotropical: Pesquisa e Conservação, CP 19009, Jardim das Américas, CEP 81531-970, Curitiba, Paraná, Brasil.

* Autor para correspondência: adrikcoliveira@gmail.com

* Texto formatado de acordo com o periódico *South American Journal of Herpetology* (ISSN: 1808-9798)

28 **Resumo**

29 Estudos de ecologia trófica têm sido de grande importância para a compreensão das dinâmicas
30 de populações e comunidades em ambientes lênticos, sendo que o hidroperíodo possui grande
31 influência sobre essas relações. As larvas de anfíbios anuros são importantes componentes de
32 ambientes lênticos e a estruturação das assembleias é influenciada em grande parte pelo
33 hidroperíodo. Girinos de várias espécies de anuros necessitam de poças dulcícolas para o
34 desenvolvimento e dessa forma esses organismos exercem papel fundamental como
35 consumidores nos ambientes, além de fonte de alimento para uma série de organismos,
36 podendo ser considerados como elos nas teias alimentares. No presente estudo, descrevemos a
37 dieta de girinos e as teias alimentares ocorrentes em duas poças com diferentes hidroperíodos
38 (permanente e temporária) nos Campos Sulinos da região subtropical da Mata Atlântica. A
39 dieta dos girinos foi composta principalmente por microalgas, fragmentos de plantas
40 superiores e microcrustáceos e as espécies apresentaram dietas variadas quando ocorreram nas
41 diferentes poças. As teias alimentares da poça permanente apresentaram-se mais ricas em
42 número de espécies tróficas e na quantidade de interações entre consumidores e recursos.
43 Aparentemente, o hidroperíodo exerce influência em todos os níveis tróficos analisados bem
44 como na dieta dos girinos.

45

46 **Palavras-chave:** poça permanente, poça temporária, microalgas, microcrustáceos, ecologia
47 trófica.

48

49

Abstract

Trophic ecology studies have been important to understanding the dynamics of populations and communities in lentic environments, and the hydroperiod is a factor that influences directly these relations. The larvae of amphibian are important components of lentic environments and the structuring of the assemblies is influenced largely by hydroperiod. Tadpoles require freshwater ponds for development, and these organisms play a fundamental role both as consumer and a food source on habitats, being considered as links on food webs. In the present study, we describe tadpole diet and food webs of two ponds with distinct hydroperiods (permanent and temporary) in Campos Sulinos of subtropical region of Atlantic rainforest. The diet of tadpoles was mainly composed of microalgae, plant fragments and microcrustaceans, and the species showed different diets regarding different ponds. The food webs of permanent pond were richer in species and number of trophic interactions between resources and consumers. Apparently the hydroperiod influences diet of tadpoles as well as all trophic levels.

Keywords: permanente pond, temporary pond, microalgae, microcrustaceans, trophic ecology.

69 **Introdução**

70 De maneira geral, os girinos consomem grande variedade de táxons de algas, detritos,
71 vírus, bactérias, protistas, fragmentos de plantas, grãos de pólen, fungos e microcrustáceos
72 (e.g. Kupferberg *et al.*, 1994; Rossa-Feres *et al.*, 2004; Prado *et al.*, 2009). A fase de larva dos
73 anuros pode ser considerado como um dos estágios mais vulneráveis do ciclo de vida (Wilbur,
74 1980) e dessa forma, além da atuação da maioria das espécies do grupo como herbívoros
75 consumidores nos ecossistemas, são presas vulneráveis a uma grande quantidade de
76 predadores, tais como larvas de besouros, hemípteros adultos, larvas de odonatas e peixes
77 carnívoros (Alford, 1999). Diversos estudos demonstram a importância desses organismos
78 como recurso alimentar e as suas relações com insetos aquáticos têm sido utilizadas como
79 modelos nos estudos das dinâmicas predador-presa (e.g. Werner and McPeck, 1994; Jara,
80 2008; Takahara *et al.*, 2012).

81 As larvas de anfíbios anuros são frequentemente reconhecidas como elementos-chave
82 na cadeia alimentar de ambientes aquáticos, pois podem atingir altas densidades e biomassa,
83 apresentar altas taxas de consumo *per capita*, além de servir como presas para uma série de
84 outros grupos de animais (Schiesari *et al.*, 2009). Além disso, estudos experimentais têm
85 utilizado girinos como modelos para testar hipóteses conceituais de ecologia de comunidades
86 (e.g. Wilbur, 1997; Werner, 1998). No entanto, o conhecimento sobre a ecologia alimentar
87 básica dos girinos ainda é restrito (e.g. Kupferberg *et al.*, 1994; Lajmanovich, 2000; Rossa-
88 Feres *et al.*, 2004; Prado *et al.*, 2009), o que dificulta o entendimento das relações com outras
89 espécies e seu papel dentro das teias alimentares (Schiesari *et al.*, 2009).

90 Teias alimentares podem ser definidas como redes de conexões entre consumidores e
91 recursos de um ecossistema, sendo que essas relações podem ser representadas como elos
92 entre as espécies de uma rede (Pimm *et al.*, 1991; Woodward and Hildrew, 2002). Estudos
93 envolvendo relações tróficas têm sido de grande importância para a ecologia, pois permitem

abstrações a respeito da complexidade e da conectividade dos ecossistemas naturais (Berlow *et al.*, 2004). A visualização das assembleias através de interações entre predadores, presas e herbívoros permite extrapolações a respeito da organização dos ecossistemas, assim como o entendimento dos papéis da competição, dinâmica de nutrientes e efeitos em cascata (Winemiller and Polis, 1996; Dunne *et al.*, 2002; Faria and Costa, 2012).

Em ecossistemas aquáticos o hidroperíodo exerce influência sobre vários aspectos das assembleias, tais como a riqueza, diversidade, composição e sobrevivência das espécies (Wellborn *et al.*, 1996; Babbitt *et al.*, 2003; Urban, 2004; Werner *et al.*, 2007), crescimento e desenvolvimento dos organismos (Rowe and Dunson, 1995) e competição (Werner and McPeck, 1994; Wilbur, 1997). Considerando o hidroperíodo como um agente importante na estruturação das assembleias, é esperado que um dos reflexos da sua variação seja visualizado na ecologia trófica dos organismos e suas teias alimentares.

Poças perenes, formadas em depressões das paisagens e abastecidas por água da chuva, córregos e/ou nascentes, estão sujeitas às variações de hidroperíodo. Estes ambientes podem abrigar diferentes espécies, sendo considerados bons modelos para o estudo de complexidade das assembleias (Wellborn *et al.*, 1996; Wilbur, 1997), cujas dinâmicas das teias alimentares são descritas como complexas (e.g. Wellborn *et al.*, 1996; Wilbur, 1997; Belgrano *et al.*, 2005). Por outro lado, a complexidade das relações tróficas em ambientes pequenos e temporários tem sido muitas vezes subestimada pela menor quantidade de estudos nesses ambientes (e.g. Wilbur, 1997; Brönmark and Hansson, 2005). Pouco se sabe sobre a estruturação e dinâmicas das teias alimentares de ambientes lênticos, sobretudo dos temporários (Opsahl *et al.*, 2010), sendo a maioria dos estudos teóricos e experimentais (Winemiller and Layman, 2005; Magnusson and Williams, 2006). Dessa maneira, poças de diferentes hidroperíodos podem ser consideradas ambientes ideais para o estudo das teias alimentares.

No presente estudo, nós avaliamos a composição da dieta de girinos presentes em duas poças com diferentes hidroperíodos (permanente e temporária). Também identificamos os principais predadores em potencial de girinos e a partir dessas informações construímos as teias alimentares dos dois tipos de ambientes avaliados. Verificamos se os girinos da poça estruturalmente mais complexa e com maior hidroperíodo possuem dieta mais diversificada e se esse padrão é observado no nível das teias tróficas.

Material e Métodos

Área de estudo e poças amostradas

O presente estudo foi desenvolvido no município de Palmas (26°31'S, 51°38'W), região sul do Paraná, que está localizado na formação dos Campos Sulinos, pertencentes à Floresta Ombrófila Mista (Pillar *et al.*, 2012). O clima dessa região é do tipo Cfb de Köppen-subtropical úmido mesotérmico, com temperatura média do mês mais frio inferior a 18 °C, geadas severas e frequentes nos meses mais frios, verões frescos com temperatura média dos meses mais quentes em torno 20 °C e sem estação seca definida (IAPAR, 2011).

Foram amostradas uma poça temporária e uma permanente (Fig. 1), localizadas em áreas com formações típicas de campos naturais:

Poça permanente (Fig. 1 A): possui formato irregular, com dimensões variando entre 20X60 m e 27X107 m, profundidade entre 41 e 55 cm e fundo lodoso. Todo o perímetro é constituído por margem plana e vegetação composta por gramíneas e vegetação arbustiva esparsa. A poça apresentou uma porcentagem de cobertura variando entre 45 e 70%. composta por vegetação emergente (gramíneas, macrófitas e arbustos).

Poça temporária (Fig. 1 B): possui forma circular, com 20 m de raio, profundidade de 30 cm e fundo coberto por gramíneas emergentes, sem a presença de macrófitas. A margem de todo o perímetro da poça é plana, com gramíneas por toda a extensão. A poça apresentou

144 porcentagem de vegetação na superfície da água de 100% composta somente por gramíneas
145 emergentes.

146 As poças foram selecionadas pela proximidade entre elas (cerca de 200 m) e por
147 pertencerem ao mesmo tipo de formação vegetacional. Categorizamos as poças como
148 permanente e temporária pelo regime hidrológico que apresentaram durante um ano de
149 amostragem (entre agosto de 2012 e julho de 2013, ver capítulos 2 e 3). A poça permanente
150 permaneceu cheia durante os 12 meses e de acordo com estudos anteriores, essa poça é
151 abastecida por água de chuva e pode ser caracterizada como perene (C. E. Conte, com. pes.).
152 Já a poça temporária permaneceu cheia d'água por sete meses durante as amostragens. Para as
153 análises do presente estudo selecionamos dois momentos que a poça temporária estava cheia
154 d'água para possibilitar a comparação entre as duas poças. Denominamos o primeiro
155 momento de período seco (outubro de 2012) e o segundo momento de período chuvoso
156 (março de 2013).

157

158 Coleta e análise de dados

159 Os girinos e potenciais predadores foram amostrados com puçá de tela de arame
160 (40x35cm, malha de 1mm e cabo longo), que foi passado por duas pessoas simultaneamente
161 durante 30 minutos em cada poça a fim de amostrar todos os microambientes disponíveis no
162 interior das mesmas. Após cada vez que o puçá era passado pela poça, a tela era vistoriada e
163 os organismos capturados eram coletados. Todos os exemplares de girinos foram prontamente
164 fixados em formalina 10% e potenciais predadores em álcool 70% e identificados através de
165 consultas às bibliografias específicas (e.g. Nieser and Melo, 1997; Costa *et al.*, 2004, Rossa-
166 Feres and Nomura, 2006; Segura *et al.*, 2011; Gonçalves, 2014) e especialistas.

167 Para a análise da dieta dos girinos, foram selecionados até cinco girinos de cada
168 espécie, ocorrentes em cada poça e em cada momento de amostragem. A caracterização da
169 dieta seguiu o procedimento descrito por Rossa-Feres *et al.*(2004) que possui os seguintes

passos: dissecação dos girinos, remoção do manicotoglandular e do intestino, corte de 1 cm do intestino anterior, homogeneização do conteúdo presente em 160 µl de solução de Transeau (6 água destilada: 3 etanol: 1 formalina 10%) e preparação de duas lâminas semi-permanentes, cada uma com 40 µl dessa solução e lamínula de 324 mm². Os itens alimentares foram identificados e quantificados nas duas lâminas em microscópio sob aumento de 200x. Para identificação dos itens utilizamos as descrições de Bicudo e Bicudo (1970) e Ruppert e Barnes (1996).

Para a construção das teias alimentares, foi elaborada uma matriz binária para cada amostra (1 - presença de interação; 0 - ausência da mesma), com todas as espécies nas linhas e nas colunas, de modo que a presença de interação entre consumidores e recursos equivale a um elo da rede trófica (Cohen *et al.*, 1990). A representação dos níveis tróficos e dos elos nas teias alimentares foi obtida com o software Pajek (Program for Large Network Analysis), versão 3.15 (Batagelj and Mrvar, 1998).

A partir da representação das teias, nós calculamos os parâmetros representados na Tabela 1 (e.g. Pimm *et al.*, 1991). Consideramos os itens alimentares de girinos como itens basais, os girinos como consumidores intermediários e os invertebrados como predadores de topo. Como predadores de girinos, consideramos os invertebrados que estritamente utilizam o ambiente aquático e que reconhecidamente são predadores do grupo, como larvas de Coleoptera, larvas de Odonata e Hemiptera adultos (e.g. Alford 1999, Werner and McPeck, 1994; Jara, 2008; Takahara *et al.*, 2012). Como esses invertebrados são descritos predadores vorazes de outros organismos (e.g. Nieser and Melo, 1997; Jara, 2008), consideramos que todos os táxons presentes na teia formaram uma ligação (elo) com suas presas (girinos).

Resultados

Riqueza de girinos e predadores

195 Registramos mais de 12 espécies de girinos, sendo que oito estiveram presentes na
 196 poça permanente e oito na poça temporária (Tabela 2). *Dendropsophus minutus* e *Scinax* spp.
 197 ocorreram em ambas as poças.

198 Foram registrados 14 táxons de predadores, sendo seis larvas de Coleoptera, cinco
 199 larvas de Odonata e dois Hemiptera adultos (Tabela 2). Dez predadores ocorreram na poça
 200 permanente e seis ocorreram na poça temporária, sendo que dois odonatas (*Anatya* sp. e
 201 *Lestes* sp.) e um hemíptero (*Belostoma* sp.) ocorreram em ambas as poças.

202

203 Dieta de girinos

204 A dieta dos girinos foi composta de principalmente por microalgas, seguida de
 205 fragmentos de plantas superiores, Ciliophora, Rotifera, Nematoda, Protista e microcrustáceos
 206 (Tabela 3). A alga *Closterium* sp. foi o item mais consumido, compondo a dieta de todas as
 207 espécies analisadas. Diatomáceas, rotíferos, fragmentos de plantas superiores e a alga
 208 *Oedogonium* sp. também foram itens frequentes na dieta das espécies. Já as microalgas
 209 *Chlorococcum* sp. e *Staurostrum* sp. foram consumidas apenas por *S. uruguayus*, assim como
 210 *Glenodinium* sp. que foi consumida apenas por *Scinax* spp. A quantidade de itens alimentares
 211 de cada espécie variou entre seis e 17, sendo que *S. uruguayus*, *D. minutus* e *H. bischoffi*
 212 apresentaram as dietas mais variadas. As espécies que ocorreram tanto na poça permanente
 213 quanto na poça temporária (*D. minutus*, *P. gracilis*, *S. uruguayus* e *Scinax* spp.) apresentaram
 214 variações de alguns itens alimentares e de maneira geral, as dietas dos organismos de poças
 215 permanentes foram mais diversificadas do que a dos organismos da poça temporária (Fig. 2).

216

217 Teias alimentares

218 As teias alimentares da poça permanente foram compostas por 33 e 31 espécies
 219 tróficas e 79 e 86 elos respectivamente (Tabela 4). Já as teias alimentares da poça temporária
 220 possuíram menor quantidade de espécies tróficas ($n = 24$), bem como menor quantidade de

elos ($n = 51$ e 53) em ambos os meses amostrados. A proporção de espécies basais foi maior do que as proporções de espécies intermediárias e de topo em todas as teias (Tabela 4).

A teia alimentar da poça permanente durante o período seco possuiu densidade de elos de 2,39, conectância de 0,15, 22 espécies basais, seis espécies de consumidores intermediários, cinco espécies de predadores e proporção de espécies predador/presa de 2,54 (Tabela 4, Fig. 3). Quando construída para a amostragem do período chuvoso, a teia apresentou maior valor de densidade de elos (2,77) e de conectância (0,18), menor número de espécies basais ($n = 18$) e de espécies intermediárias ($n = 5$), maior quantidade de predadores ($n = 8$) e menor valor de proporção espécies predador/presa (1,77) (Fig. 4).

A teia alimentar da poça temporária durante o período seco teve densidade de elos de 2,12, conectância de 0,18, 16 espécies basais, quatro consumidores intermediários e quatro predadores e proporção de predador/presa de 2,5 (Tabela 4, Fig. 5). Para o período chuvoso, a teia apresentou maiores valores de densidade de elos (2,21) e de conectância (0,19) e os mesmos números de espécies basais, consumidores intermediários e predadores, bem como a mesma proporção predador/presa da amostragem anterior (Fig. 6).

Discussão

A dieta dos girinos foi composta em sua maior parte por microalgas e essa predominância tem sido evidenciada em outros estudos (e.g. Kupferberg *et al.*, 1994; Lajmanovich, 2000; Rossa-Feres *et al.*, 2004; Prado *et al.*, 2009). Todas as espécies registradas no presente estudo alimentaram-se de *Closterium* sp., microalga que também foi registrada como conteúdo intestinal de girinos em outros estudos (e.g. Rossa-Feres *et al.*, 2004; Echeverria *et al.*, 2007; Prado *et al.*, 2009). De maneira geral, as algas podem oferecer diferentes fontes de energia (proteínas, carboidratos e lipídios) necessárias para cada fase da metamorfose dos girinos (Kupferberg, 1997). Além disso, os girinos são eficientes na

obtenção desse recurso, pois possuem tanto adaptações comportamentais quanto fisiológicas para esse extrair energia desse tipo de alimentação (Hoff *et al.*, 1999).

Tanto as algas filamentosas, quanto as diatomáceas são consideradas importantes fontes de nutrientes para o desenvolvimento dos girinos (e.g. Rossa-Feres *et al.*, 2004; Echeverria *et al.*, 2007). Girinos alimentados em experimentos conjuntamente com algas filamentosas e diatomáceas se desenvolveram mais rapidamente e atingiram maiores tamanhos corporais durante a metamorfose do que girinos alimentados com alimento comercial processado (Kupferberg *et al.*, 1994). As diatomáceas compuseram a dieta da maioria das espécies de girinos analisadas no presente estudo e outros autores têm ressaltado a importância dessas microalgas como componentes da dieta de outras espécies (e.g. Hendricks, 1973; Kupferberg, 1997; Rossa-Feres *et al.*, 2004; Sousa Filho *et al.*, 2007).

Itens do zooplâncton também foram encontrados como itens alimentares das espécies verificadas no presente estudo. A presença desses organismos pode representar uma fonte de proteína ingerida pelos girinos (Kupferberg, 1997) e outros estudos registraram esses itens nas dietas de diferentes espécies (e.g. Rossa-Feres *et al.*, 2004; Dutra and Callisto, 2005; Sousa Filho *et al.*, 2007). De acordo com Kupferberg (1997), o desenvolvimento dos girinos pode ser limitado pelo teor de proteínas presente na sua dieta. Por exemplo, Steinwachser e Travis (1983) observaram que a metamorfose dos girinos de *Hyla chrysoscelis* foi proporcional às taxa de proteína e carboidrato da dieta. Nathan e James (1972) ao adicionar protozoários à dieta de *Rhinella* observaram diminuição do tempo de metamorfose dos girinos. De acordo com Rossa-Feres *et al.* (2004) a identificação de Ciliophora e Rotifera nos intestinos é um achado importante, pois como possuem corpo mole, a detecção desses organismos é dificultada e portanto a verdadeira contribuição desses itens para a nutrição dos girinos pode estar sendo subestimada (Hoff *et al.*, 1999).

Identificamos a presença de nematoides no trato digestivo dos girinos. Esses organismos também foram observados nos tratos digestivos em outros estudos (e.g. Heyer, 1973; Rossa-Feres *et al.*, 2004; Sousa Filho *et al.*, 2007). Heyer (1973) encontrou nematóides na maioria das espécies de anuros na Tailândia e apesar de não ter diferenciado os nematóides de vida livre e parasitários, o autor considerou esses organismos como parasitas. Sousa Filho *et al.* (2007) analisando a densidade de nematóides no trato intestinal de *Scinax angrensis* também atribuíram a presença desses organismos como parasitismo.

A dieta dos girinos que ocorreram nas duas poças apresentou variações, assim como observado por Prado *et al.* (2009). A maioria dos estudos com dieta de girinos tem demonstrado que os organismos alimentam-se do que está disponível do ambiente, sendo que em diferentes locais as mesmas espécies podem apresentar hábitos alimentares distintos (e.g. Díaz-Paniagua, 1985; Lajmanovich, 2000; Prado *et al.*, 2009). De acordo com Duellman e Trueb (1986) a seleção de alimentos entre os girinos é relacionada à capacidade de ingestão de itens de diferentes tamanhos, à morfologia da boca e a posição das espécies na coluna d'água.

Dentre as espécies registradas, *Dendropsophus minutus* e *Physalaemus cuvieri* já tiveram a dieta descrita em outros estudos. A dieta de *D. minutus* no presente estudo foi composta por 15 itens alimentares. Prado *et al.* (2009) também categorizaram a dieta dessa espécie registrada em poça permanente e encontraram número semelhante de itens alimentares. Todavia, a maioria dos itens alimentares registrados para essa espécie foi diferente entre os estudos, com apenas quatro itens compartilhados (*Closterium* sp., *Oedogonium* sp., *Oscillatoria* sp. e fragmentos de plantas). *Physalaemus cuvieri* ocorreu somente na poça temporária e ingeriu 11 itens alimentares. Rossa-Feres *et al.* (2004) e Prado *et al.* (2009) também descreveram a dieta dos girinos dessa espécie, que apresentou-se mais diversificada e com a presença de todos os itens alimentares identificados no presente estudo.

A nutrição de larvas de anuros ainda é um dos aspectos menos conhecidos da biologia dos anfíbios, mas é de suma importância para a compreensão da ecologia e evolução (Wassersug, 1975). As larvas de anuros podem constituir um elo importante na cadeia trófica dos ambientes de água doce, agindo sobre as comunidades de algas e removendo partículas em suspensão (Hoff *et al.*, 1999). A importância desses organismos na ecologia trófica dos ambientes pode ser extrapolada para o ambiente terrestre, uma vez o material consumido pelas larvas no hábitat aquático será transferido para o ambiente terrestre com o desenvolvimento ontogenético (Seale and Beckvar, 1980).

A análise das teias alimentares das poças demonstrou maior número de espécies tróficas e de elos nas teias da poça permanente. A perenidade do hábitat lântico é considerada como o principal fator na estruturação das assembleias, pois ambientes permanentes oferecem maior complexidade e estabilidade, favorecendo a ocorrência de maior número de espécies (Heyer *et al.*, 1975; Wellborn *et al.*, 1996; Urban, 2004) e influenciando os processos biológicos do sistema (Williams, 1999). Dessa forma, a maior estabilidade da poça permanente permitiu maior ocorrência de espécies de predadores e girinos.

Além da influência sobre os consumidores, a variação do hidroperíodo também pode influenciar a variedade de substratos disponíveis, i.e. macrófitas aquáticas, para o desenvolvimento de algas e de microcrustáceos. Macrófitas desempenham um importante papel na estrutura e dinâmica da comunidade de microcrustáceos, favorecendo a riqueza e abundância de espécies (Scheffer and Van Geest, 2006), pois oferecem à comunidade zooplanctônica refúgio e proteção contra predação (Scheffer, 1998). Somente a poça permanente apresentou macrófitas como item da vegetação superficial, o que pode ter favorecido a ocupação desse ambiente pela maior oferta de itens alimentares.

O impacto do regime hidrológico sobre a abundância de organismos planctônicos tem sido frequentemente registrado (e.g. Watson *et al.*, 1995; Angeler *et al.*, 2000; Freitas and

Crispim, 2005) sendo que ambientes perenes e heterogêneos favoreceram a diversidade de zooplâncton em outros estudos (Fahd *et al.*, 2000; Schell *et al.*, 2001). Sistemas dulcícolas temporários por sua vez podem ser ocupados por um número restrito de microcrustáceos que são adaptados às variações hidrológicas (e.g. Fahd *et al.*, 2000).

Os valores de conectância das teias alimentares não sofreram grandes variações e foram semelhantes nos dois tipos de poças amostradas. Esse parâmetro das teias alimentares tem sido bastante discutido, uma vez que é variável conforme o número de espécies tróficas e número de elos (Rejmánek and Stary, 1979; Shmid-Araya *et al.*, 2002; Pimm *et al.*, 1991). Apesar dos valores observados no presente estudo, é importante salientar que como consideramos apenas três níveis tróficos e não avaliamos todas as relações existentes na teia alimentar, os valores aqui apresentados podem estar subestimados.

A dieta dos girinos foi composta principalmente por microalgas, fragmentos de plantas e invertebrados, sendo que a variedade de itens alimentares foi maior na poça permanente. As teias alimentares do ambiente perene foi composta por maior número de espécies tróficas e maior número de elos. Aparentemente, o hidroperíodo exerce influência nos níveis tróficos analisados bem como na dieta dos girinos e nossos resultados sugerem que esse fator seja mais explorado em estudos futuros, principalmente os que envolvem teias tróficas de poças.

Agradecimentos

Agradecemos a W.T. Suzuki, I.S. Oliveira, A. Silveira, C.M Mello, J.S. Pinto, P.C. Ferreira, R. Matos e D.S. Gonçalves o auxílio durante as atividades de campo e de laboratório. Agradecemos os proprietários que permitiram o acesso às poças e ao ICMBio a permissão de coleta (Processo 34263-2). AKCO agradece ao CNPq (Processo 141681/2011-0) e CAPES (processo 99999.014064/2013-08). DCRF agradece ao CNPq (processo 303522/2013-5) e ao Projeto SISBIOTA (Fapesp: 2010/52321-7 e CNPq: 563075/2010-4).

345 CEC agradece a CAPES (PRODOC nº 18-32/2010).

346

347 **Referências**

348

349 Alford R.A. 1999. Ecology. Resource use, competition and predation. Pp.240–278, in:

350 McDiarmid R, Altig R.W. (Eds.); Tadpoles: the biology of anuran larvae. The University of

351 Chicago Press, Chicago.

352

353 Angeler D.G., Alvares-Cobelas M., Rojo C., Sánchez-Carrillo S. 2000. The significance of
354 water inputs to plankton and trophic relationships in a semiarid freshwater wetlands (central
355 Spain). *Journal of Plankton Research* 22(11): 2075-2093.

356

357 Babbitt K.J., Baber M.J., Tarr T.L. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a
358 wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81:1539-1552.

359

360 Batagelj, V., Mvar A. 1998. Pajek – Program for Large Network Analysis. *Connections* 21
361 (2): 47-57.

362

363 Belgrano A., Scharler U.M., Dunne J., Ulanowicz R.E. 2005. Aquatic food webs: an
364 ecosystem approach. Oxford University Press, Oxford.

365

366 Berlow E.L., Neutel A., Cohen J.E., De Ruiter P.C., Ebenman B., Emmerson M., Fox J.W.,
367 Jansen V.A.A., Jones J.I., Kokkoris G.D., Logofet D.O., McKane A.J., Montoya J.M.,
368 Petchey O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of*
369 *Animal Ecology* 73:585-598, doi://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004. 00833.x.

370

371 Bicudo C.E.M., Bicudo R.M.T. 1970. Algas de águas continentais brasileiras: chave ilustrada
372 para identificação de gêneros. Funbec, São Paulo.

373

374 Brönmark C., Hansson L.A.(2005) The biology of lakes and ponds, 2 ed. Oxford University
375 Press, New York.

376

377 Cohen J.E., Briand F., Newman C.M. 1990. Community food webs. Springer-Verlag, Berlin.

378

379 Conte, C.E. 2010. Diversidade de anfíbios da Floresta com Araucária. 118f. Tese (Doutorado
380 em Biologia Animal) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade
381 Estadual Paulista, Brasil.

382

383 Díaz-Paniagua C.1985. Larval diets related to morphological characters of five anuran species
384 in the Biological Reserve of Doñana (Huelva, Spain). *Amphibia-Reptilia* 6: 307-322.

385

386 Duellman W.E., Trueb L. 1986. Biology of Amphibians. McGraw Hill Book Co, New York.

387

388 Dunne J.A., Williams R.J., Martinez N.D. 2002. Network structure and biodiversity loss in
389 food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.

390

391 Dutra S.L., Callisto M. 2005. Macroinvertebrates as tadpole food: importance and body size
392 relationships. *Revista Brasileira de Zoologia* 22 (4): 923-927.

393

- 394 Echeverría D.D., Volpedo A.V., Mascitti V.I. 2007. Diet of tadpoles from a pond in Iguazu
395 National Park, Argentina. *Gayana* 71(1), 8-14.
396
- 397 Fahd K., Serano L., Toja, J. 2000. Crustacean and Rotifer composition of temporary ponds in
398 the Doñana National Park (SW Spain) during floods. *Hydrobiologia*. 436: 41-49.
399
- 400 Faria L.D.B., Costa M.I.S. 2012. Efeitos de preferência alimentar e aumento de produtividade
401 na dinâmica de redes tróficas. *Oecologia Australis* 16(1): 99-109.
402
- 403 Freitas G.T., Crispim M.C. 2005. Seasonal effects on zooplanktonic community in a
404 temporary lagoon of Northeast Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 17(4): 38-393.
405
- 406 Hendricks F.S. 1973. Intestinal contents of *Rana pipiens* Schreber (Ranidae) larvae.
407 *Southwestern Naturalist* 18: 99-101.
408
- 409 Heyer W.R. 1973. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in
410 Thailand. *Journal of Herpetology* 7:337-361.
411
- 412 Heyer W. R., McDiarmid R. W., Weigmann D. L. 1975. Tadpoles , predation and pond
413 habitats in the Tropics. *Biotropica* 7(2): 100-111.
414
- 415 Hoff K.S., Blaustein A.R.; McDiarmid R.W., Altig R. 1999. Behavior: interactions and their
416 consequences Pp. 215-239, in McDiarmid R.W., Altig R. (Eds). *Tadpoles: the biology of*
417 *anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago.
418

- 419 Jara F.G. 2008. Tadpole-odonate larvae interactions: influence of body size and diel rhythm.
420 *Aquatic Ecology* 42:503–509.
421
- 422 Kupferberg S.J. 1997. The role of larval diet in anuran metamorphosis. *American Zoology*
423 37(2):146-159.
424
- 425 Kupferberg S.J., Marks J.C, Power M.E. 1994. Effects of variation in natural algal and detrital
426 diets on larval anuran (*Hyla regilla*) life history traits. *Copeia* 1994: 446-457.
427
- 428 Lajmanovich R. C. 2000. Interpretación ecológica e una comunidad larvária de anfibios
429 anuros. *Interciencia* 25(2): 71-79.
430
- 431 Magnusson A.K., Williams D. D. 2006. The roles of natural temporal and spatial variation
432 versus biotic influences in shaping the physicochemical environment of intermittent ponds: a
433 case study. *Archiv fur Hydrobiologie* 165:537-556.
434
- 435 Nathan J. M., James V.G. 1972. The role of protozoa in the nutrition of tadpoles. *Copeia* (4):
436 669-679.
437
- 438 Opsahl S.P., Golladay S.W., Smith L.L., Allums S.E. 2010. Resource-consumer relationships
439 and baseline stable isotopic signatures of food webs in isolated wetlands. *Wetlands* 30:1213-
440 1224.
441

- 442 Pillar V.D., Tornquist C.G., Bayer C.G. 2012. The southern Brazilian grassland biome: soil
443 carbon stocks, fluxes of greenhouse gases and some options for mitigation. *Brazilian Journal*
444 *of Biology* 72: 673-681.
- 445
- 446 Pimm S.L., Lawton J. H., Cohen J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*
447 350: 669-674.
- 448
- 449 Prado V.H.M., Fonseca M.G., Almeida F.V.R., Necchi Junior O., Rossa-Feres D. C.2009.
450 Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning
451 among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology* 4(3): 275-285.
- 452
- 453 Rejmánek M., Starý P. 1979. Connectance in real biotic communities and critical values for
454 stability of model ecosystems. *Nature* 280: 311-313.
- 455
- 456 Rossa-Feres D.C., Jim J., Fonseca M.G. 2004. Diets of tadpoles from a temporary pond in
457 Southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia* 21(4):745-754.
- 458
- 459 Rowe C.L., Dunson W.A. 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval
460 amphibians in temporary ponds of central Pennsylvania, USA. *Oecologia* 102:397-403.
- 461
- 462 Ruppert E.E., Barnes R.D. 1996. Zoologia dos invertebrados. Roca, São Paulo.
- 463 Scheffer M. 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman e Hall, London.
- 464
- 465 Scheffer M., Van Geest G. J. 2006. Small habitat size isolation con promote species richness:
466 second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112 (1): 227-231.

467

468 Schell J.M., Santos-Flores C., Allen P.E., Hunker B.M., Kloehn S., Michelson A., Lillie R.A.,
 469 Dodson S.I. 2001. Physical-chemical influences on vernal zooplankton community structure in
 470 small lakes and wetlands of Wisconsin, U.S.A. *Hydrobiologia* 445:37-50.

471

472 Schiesari L., Werner E.E, Kling G.W. 2009. Carnivory and resource-based niche
 473 differentiation in anuran larvae: implications for food web and experimental ecology.
 474 *Freshwater Biology* 54:572-586.

475

476 Schmid-Araya J.M., Schmid P.E., Robertson A., Winterbottom J., Gjerlov C., Hildrew A.G.
 477 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology* 71: 1056-1062.

478

479 Seale D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and
 480 competition in a pond ecosystem. *Ecology* 61:1531–1550.

481

482 Seale D.B., Beckvar N. 1980. The comparative ability of anuran larvae (Genera: *Hyla*, *Bufo*
 483 and *Rana*) to ingest suspended blue-green algae. *Copeia* 1980:495–503.

484

485 Sousa Filho I.F., Branco C.C., Carvalho-e-Silva A.M.P.T., Silva G.R. Sabagh L.T. 2007. The
 486 diet of *Scinax angrensis* (Lutz) tadpoles in an area of the Atlantic Forest (Mangaratiba, Rio de
 487 Janeiro) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (4): 965-970.

488

489 Steinwachser K., Travis J. 1983. Influence of food quality and quantity on early growth of
 490 two anurans. *Animal Behavior* 48: 465-468.

491

- 492 Takahara T., Kohmatsu Y., Maruyama A., Doi H., Yamanaka H., Yamaoka R. 2012.
493 Inducible defense behavior of an anuran tadpole: cue-detection range and cue types used
494 against predator. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/ars044
495
- 496 Urban M.C. 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity
497 structure. *Ecology* 85:2971-2978.
498
- 499 Wassersug R.J. 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the
500 maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist* 15:405–417.
501
- 502 Watson G.F., Davies M., Tyler M.J. 1995. Observations on temporary water in northwestern
503 Australia. *Hydrobiologia* 299:53-73.
504
- 505 Wellborn G. A., Skelly D.K., Werner E.E. 1996. Mechanisms creating community structure
506 across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337-363.
507
- 508 Werner E.E. 1998. Ecological experiments and a research program in community ecology. Pp.
509 3-26, in Resetarits W.J., Bernardo J. (Eds.) *Experimental Ecology: Issues and Perspectives*.
510 Oxford University Press, Oxford.
511
- 512 Werner E.E., McPeck M.A. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran
513 species along an environmental gradient. *Ecology* 75:1368-1382.
514
- 515 Werner E.E., Skelly D.K., Relyea R.A., Yurewicz K.L. 2007. Amphibian species richness
516 across environmental gradients. *Oikos* 116:1697-1712.

517

518 Wilbur H.M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
519 *Systematics*.11: 67-93.

520

521 Wilbur H.M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary
522 ponds. *Ecology* 78:2279-2302.

523

524 Williams W.D. 1999. Conservation of wetlands in drylands: a key global issue. *Aquatic*
525 *Conservations and Freshwater Ecosystems* 9:517-522.

526

527 Winemiller K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks.
528 *Ecological Monographs* 60(3):331-367.

529

530 Winemiller K.O., Polis G.A. 1996. Food webs: what they can tell us about the world? Pp. 1-
531 22 in Polis G.A., Winemiller K.O. (Eds.) Food webs: integration of patterns and dynamics.
532 Kluwer Academic Publishers, London.

533

534 Winemiller K.O., Layman C.A. 2005. Food web science: moving on the path from abstraction
535 to prediction. In De Ruiter P.C., Wolters V., Moore J.C. (Eds.) Dynamic food webs:
536 multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change. Academic
537 Press, Boston.

538

539 Woodward G., Hildrew A.G. 2002. Food web structure in riverine and landscapes.
540 *Freshwater Biology* 47:777-798.

Tabelas

Tabela 1. Parâmetros analisados nas teias alimentares de girinos em poças com diferentes hidroperíodos nos Campos Sulinos, sul do Brasil.

Parâmetro	Definição
Número de espécies tróficas	S
Número de elos	L
Densidade de elos	L/S
Proporção de espécies basais	B = espécies basais/S
Proporção de espécies intermediárias	I = espécies intermediárias/S
Proporção de espécies de topo	T = espécies de topo/S
Conectância	$C = 2L/S(S-1)$
Número de presas	Ps = espécies basais + intermediárias
Número de predadores	Pd = espécies intermediárias + topo
Razão presa/predador	Ps/Pd

Tabela 2. Táxons de girinos de anfíbios anuros e invertebrados registrados nas poças com diferentes hidroperíodos nos Campos Sulinos, Sul do Brasil. + representa a presença.

Táxon	Permanente	Temporária
Anura		
<i>Dendropsophus minutus</i>	+	+
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	+	
<i>Hypsiboas prasinus</i>	+	
<i>Leptodactylus latrans</i>		+
<i>Odontophrynus americanus</i>		+
<i>Physalaemus cuvieri</i>		+
<i>Physalaemus gracilis</i>	+	+
<i>Pseudis cardosoi</i>	+	
<i>Rhinella</i> spp.	+	
<i>Scinax aromothyella</i>		+
<i>Scinax uruguayus</i>	+	+
<i>Scinax</i> spp.	+	+
Coleoptera		
Dytiscidae mf II	+	
Dytiscidae mf IV		+
Dytiscidae mf VII	+	
Hydrophilidae mf I	+	
Hydrophilidae mf II	+	
Hydrophilidae V		+
Odonata		
<i>Anatya</i> sp.	+	+
<i>Cyanallagma</i> sp.	+	
<i>Erythrodiplax</i> sp.	+	
<i>Lestes</i> sp.	+	+
<i>Neuraeschna</i> sp.		+
Hemiptera		
<i>Belostoma</i> sp.	+	+
Naucoridae	+	

Tabela 3. Presença (+) de itens alimentares no trato digestivo de girinos registrados nas poças com diferentes hidroperíodos nos Campos Sulinos, sul do Brasil. Dmin = *Dendropsophus minutus*. Hbis = *Hypsiboas bischoffi*. Hpra = *H. prasinus*. Llat = *Leptodactylus latrans*. Oame = *Odontophrynus americanus*. Pcar = *Pseudis cardosoi*. Pcuv = *Physalaemus cuvieri*. Pgra = *P. gracilis*. Rhin = *Rhinella* spp.. Saro = *Scinax aromothyella*. Scin = *Scinax* spp.. Suru = *S. uruguayus*.

Itens alimentares	Permanente								Temporária							
	Dmin	Hbis	Hpra	Pcar	Pgra	Rhin	Scin	Suru	Dmin	Llat	Oame	Pcuv	Pgra	Saro	Scin	Suru
Alga filamentosa	+				+		+				+					
Ameba	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+			+
<i>Chlorococcum</i> sp.								+								
Ciliophora	+						+	+	+							
<i>Closterium</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cosmarium</i> sp.								+		+		+	+			+
Diatomacea		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+
<i>Eudorina</i> sp.	+							+								+
<i>Euglena</i> sp.						+		+		+						
Fragmento vegetal	+	+	+		+	+	+		+		+	+		+	+	+
<i>Glenodinium</i> sp.							+									
<i>Micrasterias</i> sp.	+	+			+		+				+		+			
Microcrustacea	+			+							+	+		+		
Nematoda adulto	+	+					+		+	+	+	+		+	+	+
Nematoda larva			+	+	+											
<i>Oedogonium</i> sp.	+	+	+		+		+		+	+	+	+	+		+	
<i>Oscillatoria</i> sp.	+	+			+	+			+	+	+	+			+	+
<i>Phacus</i> sp.	+	+	+		+	+	+	+						+		
Rotifera	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Scenedesmus</i> sp.	+						+	+								
<i>Spirogyra</i> sp.		+				+	+		+						+	+
<i>Spirulina</i> sp.				+	+											
<i>Staurostrum</i> sp.								+								
<i>Trachelomonas</i> sp.						+	+	+		+		+	+			+

Tabela 4. Parâmetros calculados para as poças permanente (P) e temporária (T) nos período seco (outubro de 2012) e chuvoso (março de 2013) durante estudo desenvolvido nos Campos Sulinos, sul do Brasil. As siglas dos parâmetros estão descritas na tabela 1.

Poça/período	S	L	L/S	B	I	T	C	Ps	Pd	Ps/Pd
P - seco	33	79	2,39	0,67	0,18	0,15	0,15	28	11	2,54
P - chuvoso	31	86	2,77	0,58	0,16	0,26	0,18	23	13	1,77
T - seco	24	51	2,12	0,67	0,17	0,17	0,18	16	8	2,5
T - chuvoso	24	53	2,21	0,67	0,17	0,17	0,19	20	8	2,5

Tabela 5. Lista das espécies tróficas e seus respectivos números utilizados na elaboração das teias alimentares representadas nas figuras 2 a 5.

Número de identificação	Itens alimentares de girinos	Número de identificação	Girinos
1	Alga filamentosa	25	<i>D. minutus</i>
2	Ameba	26	<i>H. bischoffi</i>
3	<i>Chlorococcum</i> sp.	27	<i>H. prasinus</i>
4	Ciliophora	28	<i>L. latrans</i>
5	<i>Closterium</i> sp.	29	<i>O. americanus</i>
6	<i>Cosmarium</i> sp.	30	<i>P. cardosoi</i>
7	Diatomacea	31	<i>P. cuvieri</i>
8	<i>Eudorina</i> sp.	32	<i>P. gracilis</i>
9	<i>Euglena</i> sp.	33	<i>Rhinella</i> spp
10	Fragmento vegetal	34	<i>S. aromothyella</i>
11	<i>Glenodinium</i> sp.	35	<i>S. uruguayus</i>
12	<i>Micrasterias</i> sp.	36	<i>Scinax</i> spp
13	Microcrustacea		Insetos predadores
14	Nematoda adulto	37	<i>Anatya</i> sp.
15	Nematoda larva	38	<i>Belostoma</i> sp.
16	<i>Oedogonium</i> sp.	39	<i>Cyanallagma</i> sp.
17	<i>Oscillatoria</i> sp.	40	Dytiscidae mf II
18	<i>Phacus</i> sp.	41	Dytiscidae mf IV
19	Rotifera	42	Dytiscidae mf VII
20	<i>Scenedesmus</i> sp.	43	<i>Erythrodiplax</i> sp.
21	<i>Spirogyra</i> sp.	44	Hydrophilidae mfl
22	<i>Spirulina</i> sp.	45	Hydrophilidae mf II
23	<i>Staurastrum</i> sp.	46	Hydrophilidae mf V
24	<i>Trachelomonas</i> sp.	47	<i>Lestes</i> sp.
		48	Naucoridae
		49	<i>Neuraeschna</i> sp.

Legendas das figuras

Figura 1. Poça permanente (A) e poça temporária (B) amostradas no período seco (outubro de 2012) chuvoso (março de 2013) no município de Palmas, Paraná, sul do Brasil.

Figura 2. Quantidade de itens alimentares dos girinos dos quatro táxons (*Dendropsophus minutus*, *Physalaemus gracilis*, *Scinax uruguayus* e *Scinax* spp.) de anuros que ocorreram tanto no hidroperíodo permanente (P) quanto no temporário (T).

Figura 3. Teia alimentar da poça permanente amostrada no período seco (outubro de 2012), nos Campos Sulinos, sul do Brasil (os números correspondentes aos taxa estão descritos na tabela 5).

Figura 4. Teia alimentar da poça permanente amostrada no período chuvoso (março de 2013), nos Campos Sulinos, sul do Brasil (os números correspondentes aos taxa estão descritos na tabela 5).

Figura 5. Teia alimentar da poça temporária amostrada no período seco (outubro de 2012), nos Campos Sulinos, sul do Brasil (os números correspondentes aos taxa estão descritos na tabela 5).

Figura 6. Teia alimentar da poça temporária amostrada no período chuvoso (março de 2013), nos Campos Sulinos, sul do Brasil (os números correspondentes aos taxa estão descritos na tabela 5).

Figuras

Fig. 1



Fig. 2

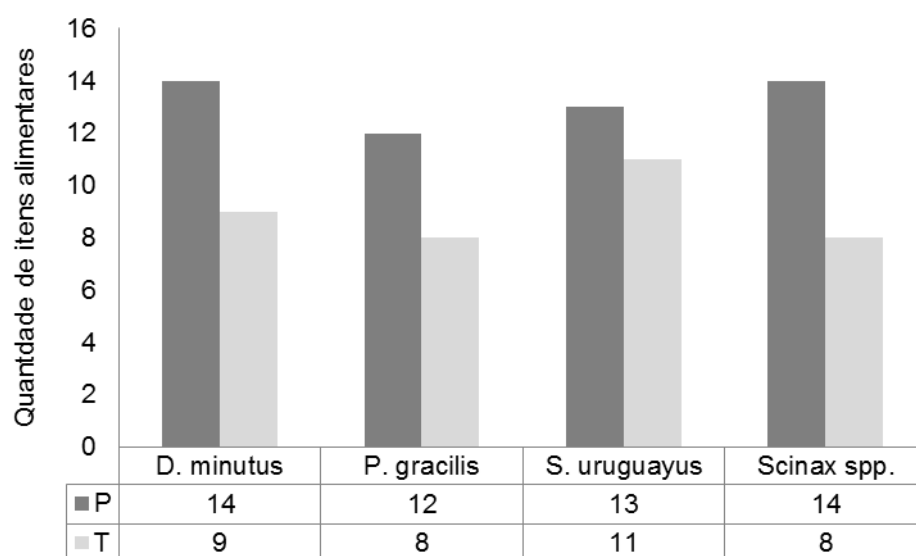


Fig. 3

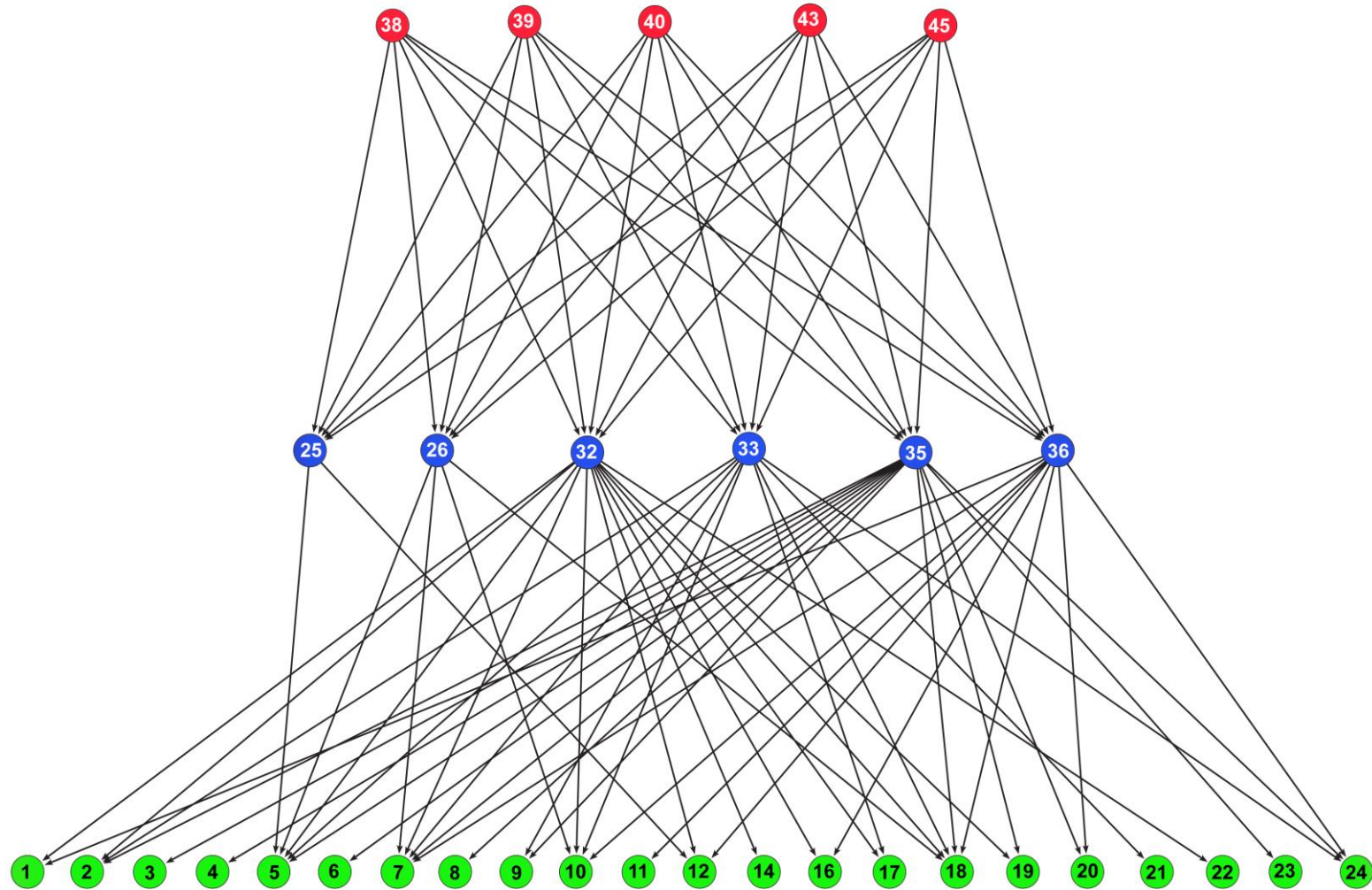


Fig 4

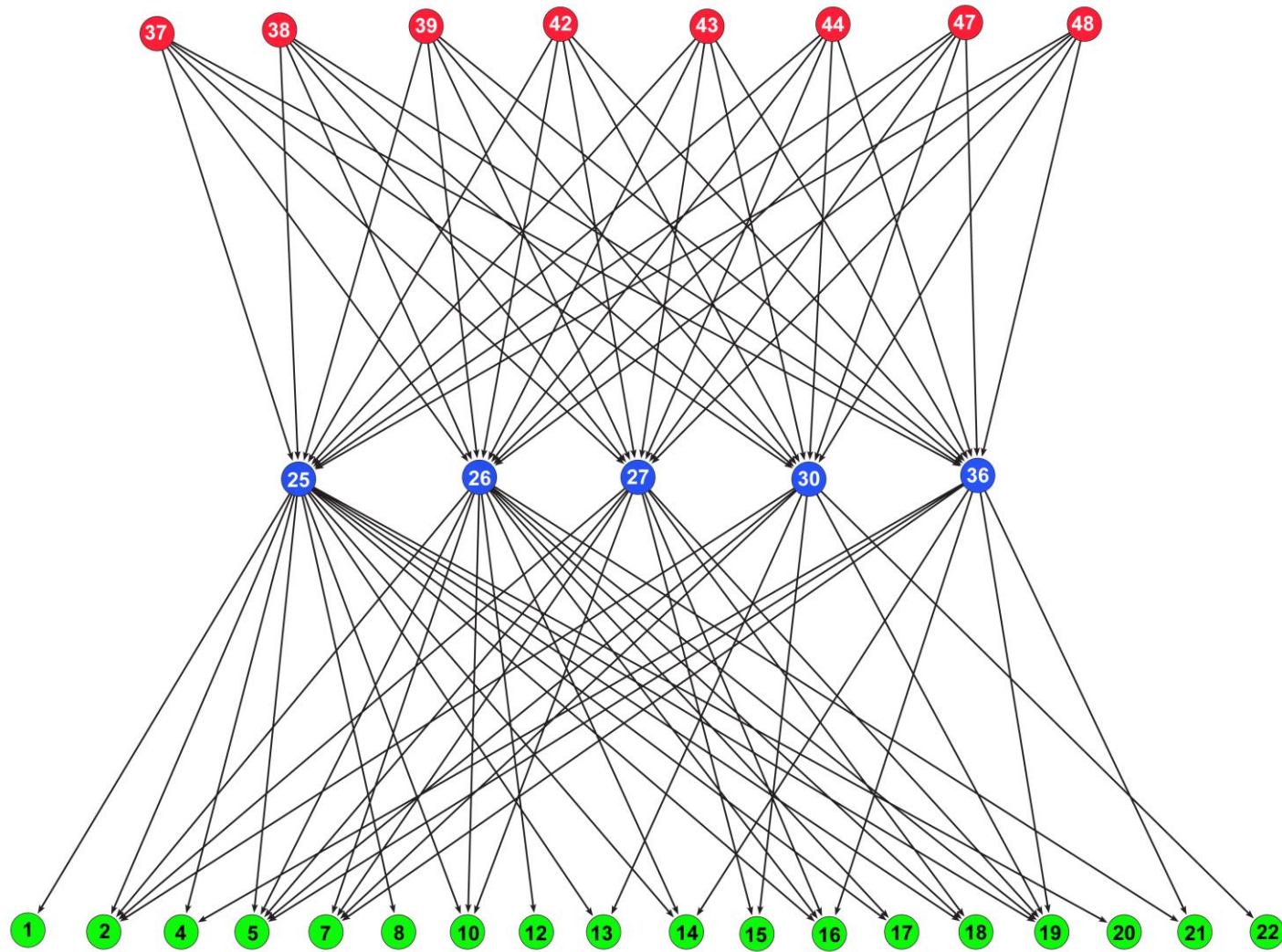


Fig. 5

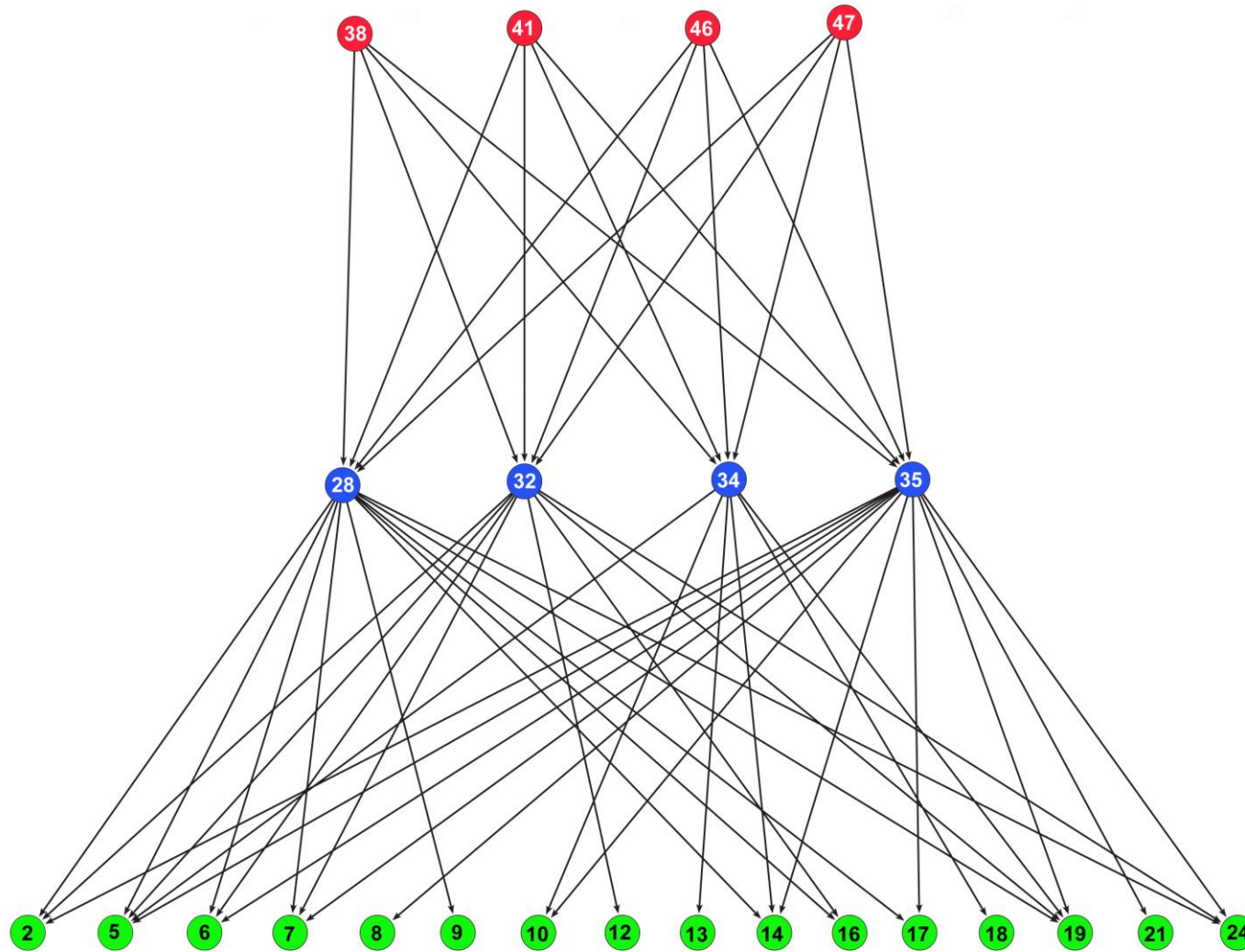
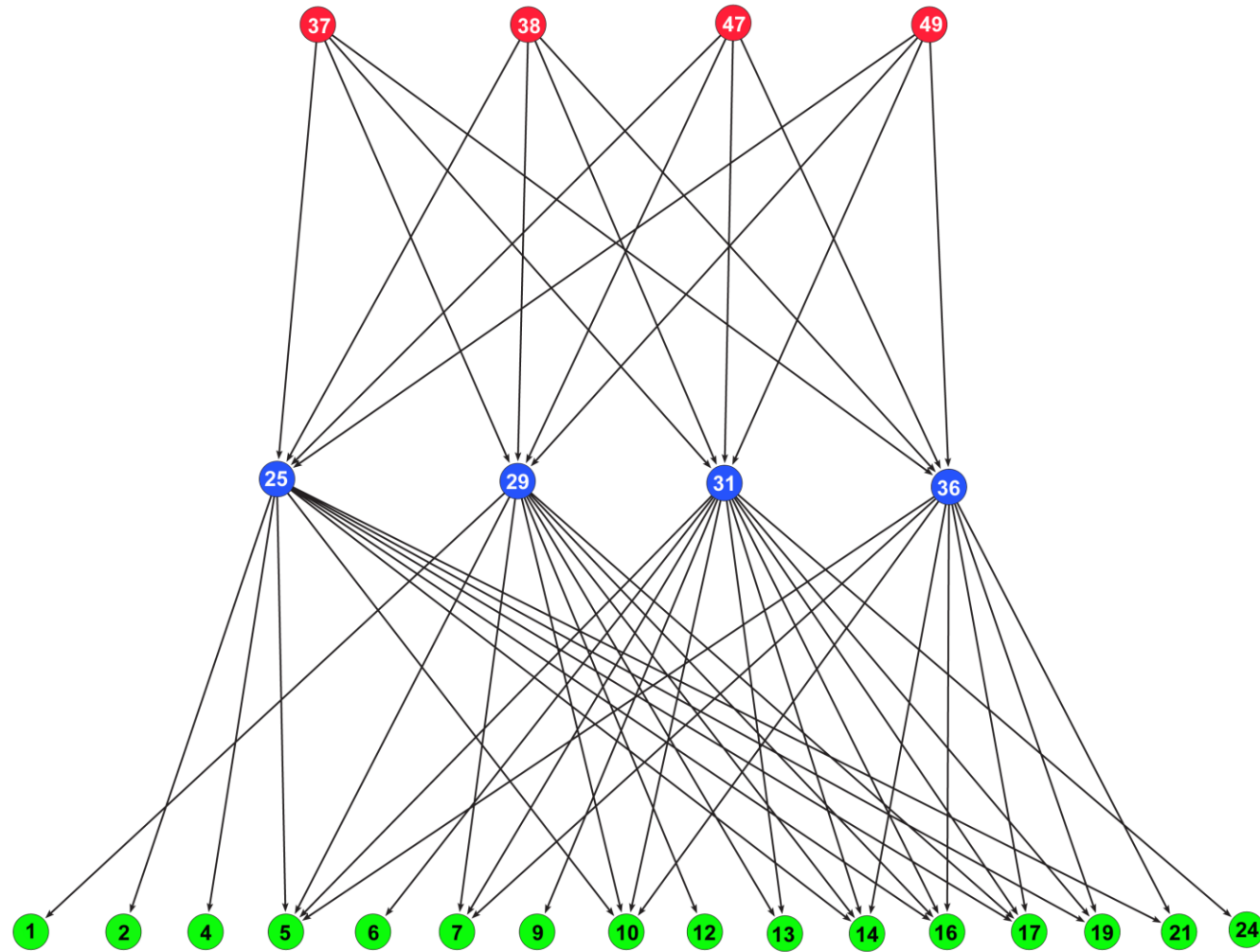


Fig 6



CONCLUSÕES

Nos quatro capítulos desenvolvidos, independentemente da escala utilizada, as poças analisadas estavam sujeitas a diferentes gradientes de hidroperíodo e as assembleias foram influenciadas por esse gradiente de várias formas.

No primeiro capítulo, o hidroperíodo foi um fator estruturador das assembleias de girinos das poças da Mata Atlântica, o que foi evidenciado através do padrão de distribuição aninhado encontrado. Os padrões de aninhamento e estruturação observados foram variáveis de acordo com a resolução taxonômica utilizada e através desse estudo podemos ressaltar a importância das análises que consideram esses aspectos.

No capítulo dois, ao analisar as assembleias de girinos em poças desprovidas de cobertura de dossel, isolamos os componentes relacionados à estrutura do hábitat e à disposição espacial das poças. A composição e a abundância das espécies dos ambientes estudados foram influenciadas principalmente pela variação do hidroperíodo e pela quantidade e variedade da vegetação que compõem o interior das poças.

No terceiro capítulo, tanto a estruturação das assembleias de presas e de predadores, assim como os padrões de aninhamento, foram influenciados diretamente pelo hidroperíodo e conseqüentemente por fatores ambientais associados à heterogeneidade ambiental.

No quarto capítulo, a variedade dos itens alimentares utilizados por girinos foi maior na poça permanente e as teias alimentares desse ambiente foram mais ricas em espécies tróficas e números de elos. A estabilidade do ambiente proporcionada pela perenidade pode suportar maior quantidade de recursos e dessa maneira esses ambientes tendem a ser mais ricos e com maiores interações tróficas.

É importante salientar que a variação do hidroperíodo influencia diretamente a complexidade dos ambientes aquáticos. Devido a inúmeros distúrbios antrópicos os ecossistemas aquáticos têm sido suprimidos e alterados, o que afeta as dinâmicas hidrológicas e vários componentes ecológicos. Nosso estudo ressalta a importância desses ambientes como locais de reprodução, alimentação e estabelecimento de diversos grupos da fauna e da flora e assim, salientamos que a conservação dos ambientes lânticos e a manutenção dessas paisagens devem ser priorizadas.